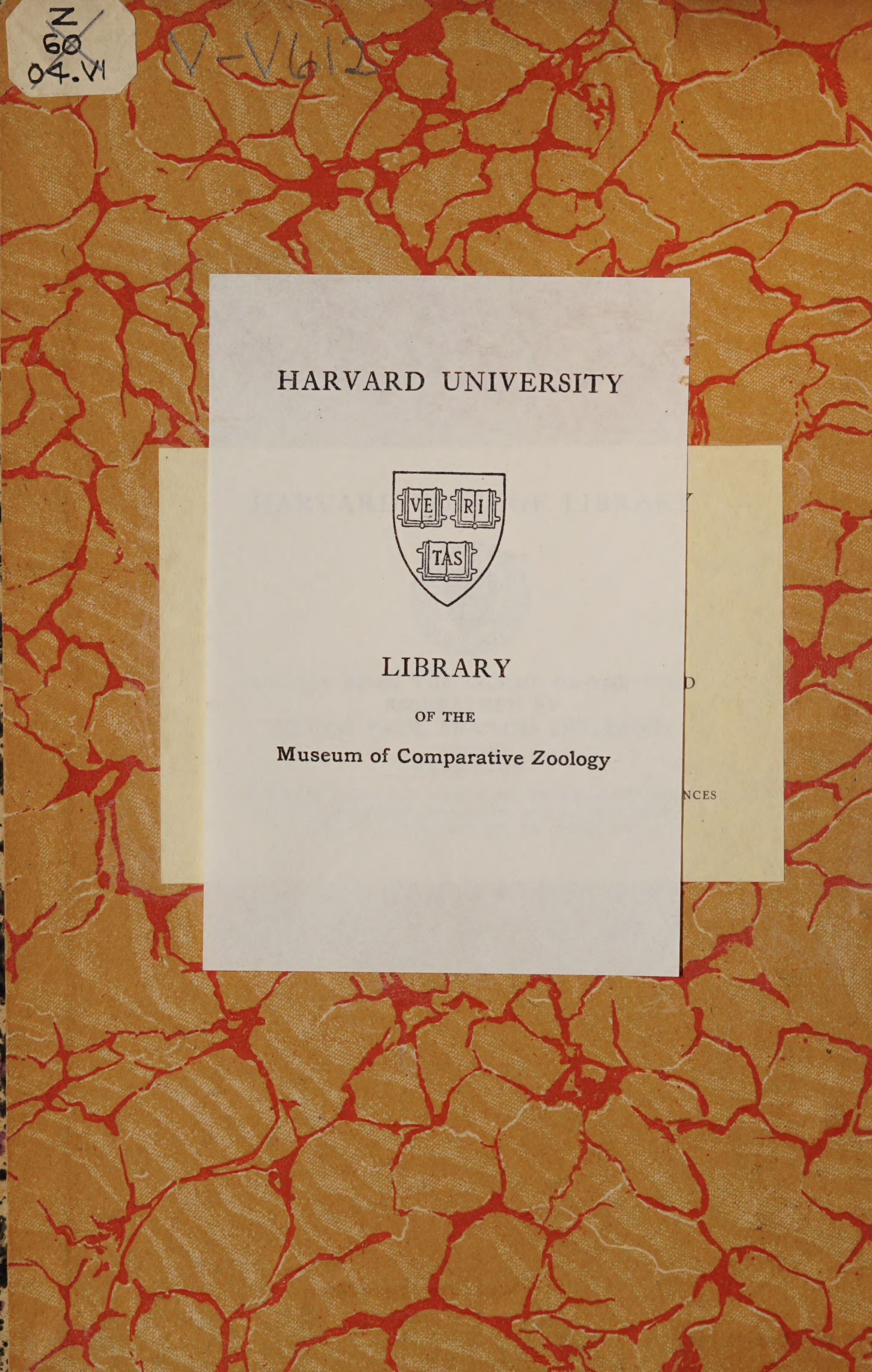




HARVARD UNIVERSITY
VE
RI
TAS
LIBRARY
OF THE
Museum of Comparative Zoology

Prof. L. VIALLETON

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

MEMBRES & CEINTURES DES VERTÉBRÉS TÉTRAPODES

CRITIQUE MORPHOLOGIQUE DU TRANSFORMISME

Chez GASTON DOIN . Editeur à PARIS

MEMBRES ET CEINTURES
DES VERTÉBRÉS TÉTRAPODES

DU MÊME AUTEUR

Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. *Thèse de la Fac. des Sciences de Paris* 1888, et *Ann. Sc. nat. Zoologie*, T. VI. 1888.

Embryologie. — Livre XI de l'Anatomie humaine de Testut. 1re, 7me édit. 1894-1922.

Les lymphatiques du tube digestif de la Torpille. *Arch. d'Anat. microsc.* T. V. 1902.

Lymphatiques valvulés et ganglions lymphatiques. *Bibliogr. anat.* T. XII. 1903.

Études sur le cœur des Lamproies avec quelques remarques sur l'Anatomie comparée du cœur des Cyclostomes. *Arch. d'Anat. microsc.* T. VI. 1903.

Sur les arcs viscéraux et leur rôle topographique chez les Vertébrés. *Arch. d'Anat. microsc.* E. X. 1908.

Précis de technique histologique et embryologique. Collection Testut. O. Doin, Paris, 1re et 2e édit. 1899-1909... 14 fr.

Un problème de l'Evolution. — La théorie de la récapitulation des formes ancestrales au cours du développement embryonnaire. Un vol. 244 p. et IV Pl. Coulet, Montpellier, 1908.

Éléments de Morphologie des Vertébrés. Un vol. 790 pages et 304 figures, O. Doin, Paris 1911..................... 22 fr.

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

MEMBRES ET CEINTURES
DES VERTÉBRÉS TÉTRAPODES

CRITIQUE MORPHOLOGIQUE LU TRANSFORMISME

PAR

L. VIALLETON

Professeur à la Faculté de Médecine de Montpellier.

Avec 270 figures dans le texte.

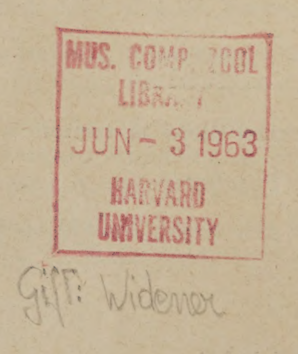
PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

GASTON DOIN, ÉDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1924


MUS. COMP. ZOOL
LIBRARY
JUN - 3 1963
HARVARD
UNIVERSITY

PRÉFACE

L'examen du titre de cet ouvrage fera peut-être trouver, à première vue, quelque disproportion entre l'importance du sujet qui en fait la base (membres et ceintures) et l'ampleur des conclusions que nous avons prétendu en tirer. Il ne faut pas oublier cependant que la comparaison des membres et la recherche de leur origine constituent un des problèmes les plus vastes et les plus discutés de la Morphologie des Vertébrés. En outre, si au lieu de considérer ces organes isolément on les envisage dans leurs rapports avec l'ensemble de l'organisme, leur importance grandit d'une manière singulière et leur étude se révèle pleine d'enseignements.

Les ceintures, en tant que parties de la charpente du tronc, offrent avec les parois de ce dernier, avec la cavité viscérale et avec les organes qu'elle renferme, des rapports qui varient dans chaque classe. L'orientation des membres, qui se conforme toujours à l'un des trois plans fondamentaux de l'organisme, sagittal, horizontal, transversal, influe aussi fortement sur la disposition des ceintures, en même temps qu'elle fixe le genre de vie de l'animal. En un mot l'appareil locomoteur obéit à une série de conditions topographiques, structurales, fonctionnelles, dont le nombre et la complication sont beaucoup plus grands qu'on ne l'imagine tout d'abord.

Aussi ne se présente-t-il point comme un appareil partout essentiellement le même, et montrant simplement des perfectionnements graduels et continus, mais avec un certain nombre de formes spéciales, bien distinctes, et dont les différences sont en rapport avec le reste de l'organisation des types considérés. Édifiées à l'aide de matériaux initialement semblables, mais qui se développent ensuite et se combinent différemment, ces formes ne peuvent pas passer de l'une à l'autre parce que leur charpente squelettique rigide domine la disposition des éléments musculaires et limite les changements que ces derniers peuvent subir. Le développement ontogénique montre en effet que ce ne sont pas les muscles qui font les os, comme on l'a répété à tort, mais au contraire que les muscles ne prennent leur forme et leurs attaches qu'après que les ébauches du squelette ont acquis leurs dispositions essentielles.

La première partie de ce livre est consacrée à étudier les types principaux de l'appareil locomoteur, à rechercher les conditions auxquelles ils doivent satisfaire, et à montrer leurs corrélations avec les autres parties de l'organisme.

La seconde examine les théories émises sur l'origine des membres et expose les discussions engagées à propos des comparaisons de ces derniers. Elle montre que les conceptions mystiques de l'anatomie philosophique et les rapprochements qu'elles suggéraient ont fait place à des vues plus réalistes, que l'organisme Vertébré s'affirme de plus en plus comme un type propre, n'empruntant rien aux autres dans son plan particulier, fabriquant même des ébauches spéciales pour ses membres (Geddes), au lieu de les tirer des métamères ou d'autres parties préexistantes.

A la suite de toutes ces observations, la conception de Cuvier qui cherchait dans l'organisme lui-même, considéré comme un système unique et clos, la véritable loi de sa formation, se présente à l'esprit avec une force nouvelle et réclame toute l'attention des chercheurs.

La troisième partie est destinée à montrer, par un certain nombre d'exemples empruntés à l'embryologie, à l'anatomie comparée, à la systématique, les confusions et les illusions qui sont contenues dans les théories transformistes. En embryologie on a confondu l'épigenèse, loi de toute construction, avec un développement évolutif, parce que l'on n'a pas su distinguer les *ébauches*, seules parties initiales des organismes, des organes primitifs ou ancestraux à qui on les a injustement comparées. En anatomie comparée on a sérié les organes d'après leur développement fonctionnel sans regarder si celui-ci s'accordait avec le développement de l'ensemble, seul capable de décider en faveur d'une descendance. En systématique on a élevé à la valeur de caractères, c'est-à-dire de marques décelant une parenté, des dispositions anatomiques dont les ressemblances avec d'autres s'expliquent par tout autre chose que par la généalogie. Partout on a négligé les ensembles pour s'attacher aux détails. On a décrit avec complaisance les moindres modifications des parties isolées, sans jamais essayer de voir si elles n'étaient pas en rapport avec d'autres changements dans l'organisme. On a imaginé des transformations sans même chercher si elles étaient mécaniquement possibles.

Depuis cinquante ans les manuels sont une simple illustration du transformisme, ne mettant en lumière que ce qui lui est favorable, passant sous silence tout ce qui est en dehors de lui ou contre lui. Aussi la formation des organismes les plus compliqués est-elle considérée comme un problème simple, que les moins compétents croient comprendre et résoudre aisément en se basant sur de grossières apparences ou sur de simples rapprochements fonctionnels sans valeur.

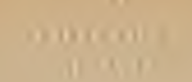
Il est bien difficile de réagir contre des habitudes d'esprit si profondément enracinées ; il est bon cependant de le tenter parce que la morphologie a beaucoup à gagner à se dégager des interprétations prématurées du transformisme et à reprendre, vis-à-vis de ce dernier, toute sa liberté.

La préparation spéciale de ce livre a été commencée il y a douze ans, après la publication de la *Morphologie des Vertébrés*. Elle a été facilitée par les pièces du Musée de la Faculté de Médecine, et notamment celles rassemblées par Ch. MARTINS, si importantes en l'espèce. D'autre part, M. le professeur O. DUBOSCQ, de la Faculté des Sciences, m'a largement ouvert ses belles collections, je l'en remercie.

L'éditeur M. Gaston DOIN a droit aussi à tous mes remerciements pour l'intérêt et pour les soins qu'il a accordés à cet ouvrage.

Montpellier, 11 Janvier 1923.

L. VIALLETON.



MEMBRES ET CEINTURES DES VERTÉBRÉS TÉTRAPODES

PREMIÈRE PARTIE

CONSTITUTION ANATOMIQUE DES MEMBRES ET DES CEINTURES

CHAPITRE PREMIER

CONSTITUTION GÉNÉRALE ET ORIENTATIONS PRINCIPALES DES MEMBRES CHIRIDIENS

Il est nécessaire de commencer par une description sommaire des ceintures et des membres chiridiens, fixant dès le début les pièces essentielles de leur constitution et la nomenclature employée pour les désigner. En outre, comme l'orientation des membres a peu attiré l'attention, ce qui a entraîné une foule de confusions regrettables, il importe de déterminer dès maintenant la nature et les principaux modes de cette orientation.

Ceintures. — On entend par ceintures (*zonæ*) les arcs squelettiques qui soutiennent les membres, ou mieux qui supportent le corps par l'intermédiaire des membres prenant appui sur le sol, dans l'air ou dans l'eau.

Il y a deux ceintures, placées autour des extrémités craniale et caudale du tronc, et plus ou moins enfoncées dans l'épaisseur des parois de ce dernier. La ceinture antérieure est dite pectorale à cause des rapports très étroits qu'elle présente avec la cavité pectorale qu'elle peut même soutenir et limiter à elle seule chez les Amphibiens où il n'y a point de thorax ; la postérieure a reçu le nom de pelvienne en raison de son rôle dans la formation du bassin.

Ces deux ceintures diffèrent l'une de l'autre par nombre de traits, cependant on est d'accord pour leur reconnaître un fonds commun de

pièces squelettiques comparables entre elles auxquelles s'ajoutent dans certains cas d'autres éléments.

Les pièces fondamentales des ceintures sont au nombre de trois : une dorsale située sur les côtés du tronc et deux ventrales placées l'une en avant de l'autre dans la paroi ventrale du corps.

Le mot dorsal appliqué à l'une des pièces indique simplement sa situation relative par rapport aux deux autres, mais il n'a pas de valeur absolue et ne signifie aucunement que la pièce dorsale appartient à la région dorsale du tronc ou épisome. Au contraire toute la ceinture appartient morphologiquement à la moitié ventrale du corps ou hyposome. Parfois le bord supérieur de l'une des ceintures s'étend plus ou moins sur l'épisome, mais c'est là une disposition acquise secondairement.

La pièce dorsale de la ceinture occupe les flancs de l'animal, les pièces ventrales — qui forment soit une plaque aplatie, soit une gouttière plus ou moins profonde — sont placées dans la paroi ventrale, remontant plus ou moins le long des flancs, suivant la forme de l'espèce. Elles sont séparées l'une de l'autre par un intervalle simple ou subdivisé en deux par un ligament longitudinal médian ou encore par une lame osseuse remplaçant ce dernier. L'espace interosseux est le *trou obturateur*. Pendant la vie ce trou est occupé par une membrane fibreuse (*m. obturatrice*), continue avec le périoste de ces os, si bien qu'on peut considérer la portion ventrale de la ceinture comme formée d'une large plaque fibro-squelettique dans laquelle les parties devenues osseuses et celles restées fibreuses ont une distribution assez différente suivant les eas.

Au point de rencontre de la pièce dorsale et des pièces ventrales se trouve la cavité articulaire destinée à recevoir la tête du squelette du membre. On l'appelle la *cavité glénoïde* ou *glène* à la ceinture pectorale, *cavité cotyloïde*, *acétabulum* ou *cotyle* au pelvis.

La pièce dorsale de la ceinture pectorale s'appelle *omoplate* ou *scapulum*, celle du bassin est l'*ilion*. La pièce ventrale craniale s'appelle *procoracoïde* à la poitrine, *pubis* au bassin, la pièce caudale a reçu le nom de *coracoïde* en avant, d'*ischion* en arrière.

On a déjà dit que les ceintures appartiennent à l'hyposome ; elles font partie de la portion pariétale de celui-ci, c'est-à-dire de la paroi du corps. Cette dernière est constituée initialement par le tégument, les muscles latéro-ventraux avec les myoseptes qui les subdivisent métamériquement, et le péritoine. Les deux ceintures n'ont pas, vis-à-vis de ces éléments de la paroi du tronc, exactement les mêmes rapports.

La ceinture pectorale est plus superficielle que la pelvienne ; elle est placée en dehors des muscles latéro-ventraux (Amphibiens) ou, si elle

pénètre un peu, et par quelques-unes de ses parties seulement, dans l'épaisseur de la paroi musculo-squelettique (Sauriens), elle ne traverse jamais entièrement cette dernière pour arriver jusque sous le péritoine.

La ceinture pelvienne au contraire est plus profonde, et sa partie ventrale, au moins, s'intercale absolument sur le trajet des muscles hyposomatiques qu'elle traverse dans toute leur épaisseur, les découpant en une partie placée en avant d'elle (muscles abdominaux) et une partie postérieure (muscles caudaux).

Membres. — Le membre chiroptérygien, ou *chiridien*, caractéristique des Vertébrés tétrapodes, est construit sur un modèle unique que l'on retrouve partout, aussi bien dans les nageoires des formes exclusivement aquatiques, que dans les membres locomoteurs les plus divers des animaux terrestres, ailes comprises. Aussi a-t-on pu donner de son squelette une formule assez généralement acceptée, que nous reproduirons ici, en ajoutant toutefois certaines remarques qui faciliteront beaucoup, ultérieurement, la comparaison des diverses formes.

Le modèle squelettique du membre chiridien comprend un certain nombre de pièces distribuées dans trois segments consécutifs :

1° Le *stylopode*, pièce unique répondant au squelette du bras ou de la cuisse, qui s'articule avec la ceinture correspondante.

2° Le *zeugopode*, formé de deux os parallèles entre eux (avant-bras ou jambe), et qui s'articule d'un côté avec le stylopode, de l'autre avec le troisième segment.

3° *L'autopode* (main ou pied), formé lui-même de trois parties : *a*) une double rangée d'os courts (os du carpe ou du tarse) constituant le *basipode ; b*) cinq os allongés en baguette et jamais segmentés (métacarpiens, métatarsiens ou, plus généralement, métapodiaux) formant le *métapode* et enfin *c*) *l'acropode* représenté par cinq rayons ou doigts, continuant le métapode, et subdivisés eux-mêmes chacun en un nombre variable de phalanges.

Orientation primitive ou idéale des membres. — Le membre initial ainsi constitué doit être supposé placé sur les côtés du corps, dans le plan horizontal de celui-ci, les deux os du zeugopode étant l'un cranial, l'autre caudal et tous deux rigoureusement horizontaux de même que les diverses parties de l'autopode, qui continuent directement le second segment du membre. Celui-ci offre donc une face dorsale, une face ventrale, un bord cranial et un bord caudal. Son axe passe par le stylopode puis entre les deux pièces du zeugopode, et enfin par le métapodial et le doigt médians. Toutes les pièces situées cranialement par rapport

à cet axe sont dites préaxiales, les autres postaxiales. Les éléments distaux de l'autopode sont désignés par des chiffres en commençant par le bord préaxial et le doigt placé sur ce bord porte le nº 1 tandis que le dernier doigt, postaxial, est le cinquième.

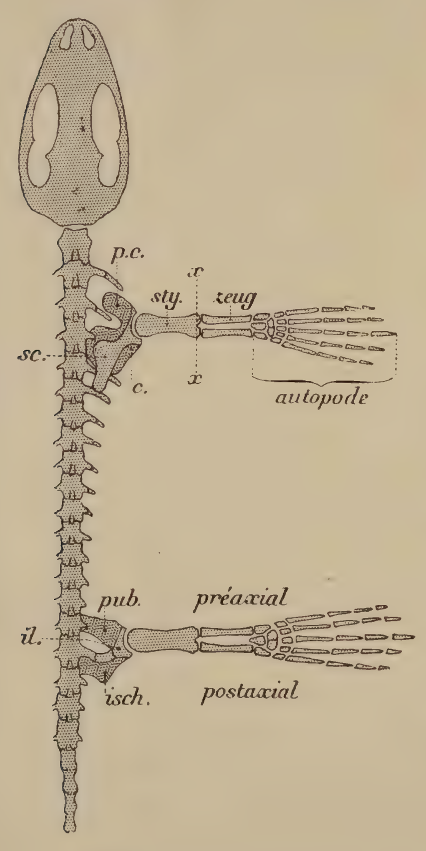


Fig. 1.— *Schéma des ceintures et des membres dans le type idéal des Tétrapodes.*

c., coracoïde ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *p. c.*, procoracoïde ; — *pub.*, pubis ; — *sc.*, scapulum ; — *st.*, stylopode ; — *x. x.*, axe bitrochléen ; — *zeug.*, zeugopode.

On peut admettre que l'axe du membre est initialement perpendiculaire au plan sagittal du corps dont les deux membres s'écartent ainsi à angle droit, étant à la fois *isotropes* et *isomorphes*. Cette égalité parfaite de forme et de position des deux membres ne s'observe jamais dans la nature, mais il est d'autant mieux permis de la prendre comme point de départ qu'elle offre plus de facilités pour bien comprendre les parties dans les divers modes observés et qu'il n'y a pas de raisons décisives pour en choisir une autre.

Ceci posé, il faut entrer dans quelques détails complémentaires sur la composition et sur la forme des différentes parties du membre. Pour plus de brièveté nous emploierons les expressions proximum et distum pour désigner la tête proximale ou la tête distale des os longs ou même des divers segments pris dans leur ensemble.

Le stylopode est une tige cylindrique dans la majeure partie de son étendue, munie à son proximum d'une tête articulaire formée par son extrémité elle-même, arrondie et polie pour rouler dans la cavité articulaire de la ceinture. La portion articulaire constitue le condyle qui est ici terminal, c'est-à-dire placé sur l'extrémité même de l'os, au lieu de se trouver comme on le verra dans d'autres cas sur l'une ou l'autre des faces de ce dernier. On n'observe pas encore dans ce modèle, à la base du condyle, la ou les éminences osseuses (apophyses ou trochanters) qui se développeront plus tard conformément aux effets de l'usage.

Le distum stylopodique est élargi transversalement et aplati de haut en bas (dorso-ventralement) pour pouvoir donner appui aux deux pièces du zeugopode. Pour prendre une forme initiale correcte, il faut admettre que celles-ci sont parfaitement égales entre elles et s'articulent avec le stylopode par deux facettes semblables et égales, car l'une ou l'autre sont susceptibles, suivant les animaux, de prendre un développement prépondérant. Par conséquent on n'a pas le droit de les représenter inégales comme l'a fait BOAS, par exemple, qui donne une part plus grande à l'élément caudal, réminiscence inconsciente du bras humain, et d'autant plus injustifiée que la disposition contraire se vérifie toujours au membre postérieur et souvent aussi dans le membre antérieur lui-même. Les deux facettes articulaires du stylopode destinées aux deux os du zeugopode sont égales et disposées l'une à côté de l'autre, sur une ligne parallèle au plan sagittal et qui constitue l'axe articulaire du distum stylopodique. Cet axe peut recevoir au membre antérieur le nom d'*axe bitrochléen*, parce que les facettes articulaires qui s'y rencontrent sont souvent en forme de poulie; au membre postérieur où elles sont plus ou moins arrondies on peut le dénommer *axe bicondylien*. La position de ces axes est très importante pour bien définir les diverses sortes de membres ; on la détermine par deux conditions principales : 1° la situation qu'ils occupent dans l'un quelconque des trois plans directeurs du corps (sagittal, horizontal, transversal); 2° la position de leur extrémité primitivement craniale par rapport à l'un ou à l'autre de ces plans. Ainsi dans le membre-type l'axe bitrochléen est horizontal et a son extrémité craniale située en avant, tandis que chez les Mammifères quadrupèdes il est horizontal mais avec son extrémité craniale tournée en dehors, latéralement, et que chez les Oiseaux, il est vertical avec la même extrémité dirigée en haut (dorsalement).

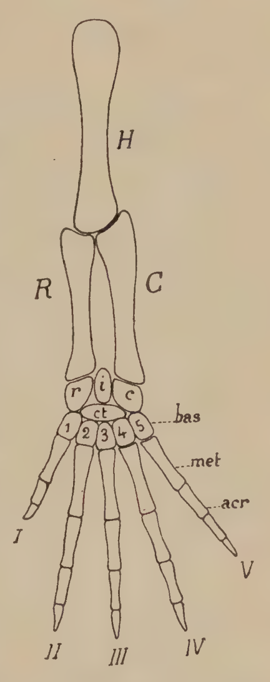


FIG. 2. — *Schéma du membre pentadactyle, membre antérieur*, d'après BOAS.

H, humérus (stylopode) ; — C, cubitus et R, radius formant le zeugopode ; — *bas*, basipode avec *c*, cubital, *i*, intermédiaire, *r*, radial, *ct*, central ; 1 à 5 premier à cinquième carpiens ; — *mét.*, métapode; — *acr.*, acropode ; — I à V premier à cinquième doigts.

Le zeugopode est constitué de deux os longs égaux, séparés l'un de l'autre dans leur partie moyenne par un intervalle plus ou moins

étendu, l'espace interosseux, rempli pendant la vie par une membrane fibreuse continue avec celle qui enveloppe les os. Les têtes des deux os du zeugopode sont très rapprochées l'une de l'autre à son proximum où elles se touchent et peuvent même s'articuler entre elles. Elles sont un peu écartées au distum. Disposés parallèlement entre eux ces deux os déterminent un plan qui, dans le modèle initial, coïncide avec le plan horizontal.

L'autopode, également placé dans le plan horizontal, est infiniment plus compliqué. Le basipode comprend une première rangée proximale de trois os : l'un préaxial qui s'articule avec la pièce zeugopodique correspondante, l'autre postaxial répondant à la pièce caudale du zeugopode ; entre les deux un os *intermédiaire* dont l'extrémité proximale, au moins dans les types inférieurs, s'insinue quelque peu entre les deux os du zeugopode et les écarte l'un de l'autre en ce point. La seconde rangée des pièces du basipode est formée de cinq os (carpiens ou tarsiens) que l'on numérote de I à V en allant du bord préaxial au postaxial. Cette rangée de pièces squelettiques ne forme pas une ligne droite perpendiculaire à l'axe du membre, mais elle est un peu convexe du côté distal, et l'intervalle qui se trouve ainsi ménagé entre elle et la rangée précédente est occupé par une ou deux pièces dites *centrales* qui forment le milieu du massif basipodique et gardent leur individualité pendant toute la vie, ou ne se montrent que chez l'embryon et se soudent plus tard à certains os de l'une ou l'autre rangée. Il n'y a rien à ajouter pour le moment à ce qui a été dit des métapodiaux et des doigts.

Certains auteurs décrivent dans l'autopode quelques éléments de plus. Ainsi parce qu'on observe dans nombre de cas une pièce supplémentaire sur le bord préaxial du basipode, on a voulu la regarder comme le rudiment d'un doigt précédant le pouce, et de même la présence au bord postaxial de la main d'un élément très constant, le pisiforme, a amené certains anatomistes à le considérer comme le rudiment d'un septième doigt, on en reparlera plus loin (v. p. 494).

Bien que les éléments squelettiques soient les mêmes aux deux membres on leur a donné pour chacun de ces derniers des noms différents. Le tableau ci-contre donne les bases de cette nomenclature.

Telle est la règle générale pour la désignation des pièces squelettiques. Mais les os du basipode avaient déjà reçu des auteurs anciens d'autres noms que l'habitude a conservés. En outre certaines de ces pièces peuvent se fusionner entre elles et donner lieu à des os composés qui ont reçu des noms particuliers. Nous reviendrons sur tout cela dans les descriptions spéciales des divers groupes.

	MEMBRE ANTÉRIEUR	MEMBRE TYPE	MEMBRE POSTÉRIEUR
1er Segm. (stylopode)	HUMÉRUS	STYLOPODE	FÉMUR
2e Segm. (zeugopode)	RADIUS CUBITUS	ZEUGOPODE pièce préaxiale ou craniale pièce postaxiale ou caudale	TIBIA PÉRONÉ
	CARPE	BASIPODE	TARSE
		1re rangée	
	radial.	pièce craniale.	tibial.
	intermédiaire.	» intermédiaire.	intermédiaire.
	cubital.	» caudale.	péronéal.
	central.	» centrale.	central.
		2e rangée	
3e Segm.	1er carpien.	pièce craniale.	1er tarsien.
	....	....	....
(autopode)	5e carpien.	pièce caudale.	5e tarsien.
	MÉTACARPE	MÉTAPODE	MÉTATARSE
	Ier métacarpien.	Rayon cranial.	Ier métatarsien.
	....	....	....
	Ve métacarpien.	Rayon caudal.	Ve métatarsien.
	DOIGTS	ACROPODE	ORTEILS
	Doigt 1 (pollex).	Rayon cranial.	Ort. 1. (hallux).
	....	....	....
	Doigt 5 (minimus).	Rayon caudal.	Ort. 5 ....

Le mode d'articulation des pièces du chiridium est tout à fait différent suivant que l'on s'adresse aux nageoires des animaux exclusivement aquatiques ou aux divers membres des autres types.

Dans le premier cas, les diverses pièces sont très étroitement unies entre elles par des synarthroses ou, s'il existe entre elles des cavités articulaires, celles-ci sont très peu étendues et des ligaments périarticulaires serrés ne permettent guère des mouvements plus considérables que ceux qui se passent entre les divers os du carpe ou du tarse de l'Homme. Les nageoires sont donc des membres absolument continus et inarticulés dans leur longueur, c'est-à-dire que leurs divers segments ne se plient pas les uns sur les autres. Ce sont des lames assez souples, il est vrai, surtout dans leur partie distale ; mais dont la forme reste toujours la même, et cette disposition est adaptée à la vie exclusivement aquatique, dans laquelle les êtres qui la possèdent n'abandonnent jamais le milieu liquide pour s'appuyer à l'aide de leurs membres sur un milieu plus résistant.

Au contraire dès qu'un membre chiridien est appelé à servir sur le sol, ne fût-ce que rarement, ses divers segments sont séparés par des

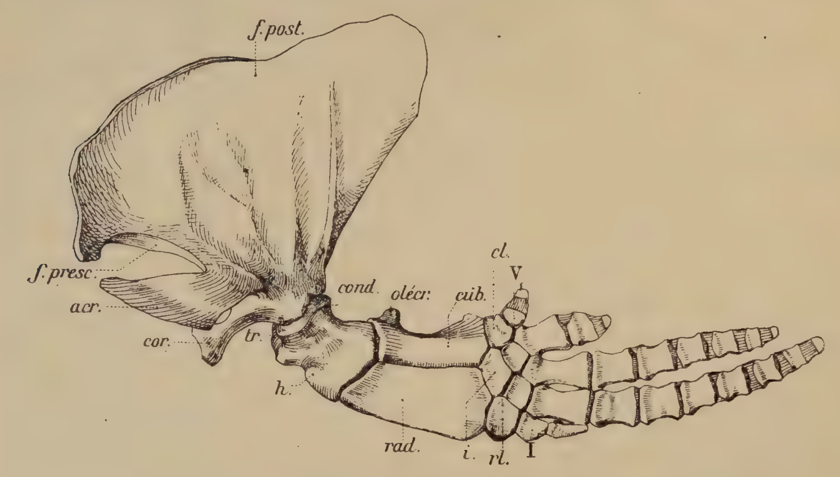


Fig. 3. — *Scapulum et nageoire de Dauphin* (type de nageoire chiridienne).
acr., acromion ; — *cond.*, condyle ; — *cor.*, coracoïde ; — *cl.*, cubital ; — *cub.*, cubitus ; — *f. post.*, fosse post-scapulaire ; — *f. presc.*, fosse pré-scapulaire ; — *h.*, humérus ; — *i.*, intermédiaire ; — *oléc.*, olécrane ; — *rad.*, radius ; — *rl.*, radial ; — *tr.*, trochanter ; — I. V., premier, cinquième métacarpiens.

articulations bien mobiles qui leur permettent de se plier angulairement les uns sur les autres de manières diverses. Tandis que dans le premier cas il y avait une seule articulation vraiment mobile, celle qui rattache

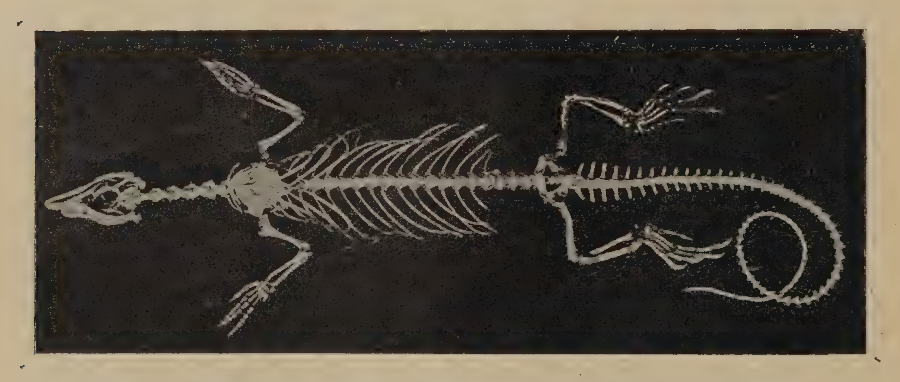


Fig. 4. — *Membres à segments angulairement pliés les uns sur les autres.* Squelette naturel de Varan, vu par la face ventrale.

le membre à la ceinture, dans le second, en dehors de cette première articulation qui persiste toujours, il y en a au moins une nouvelle qui ne manque jamais, l'articulation stylo-zeugopodique, et déjà elle est

souvent aidée par des mouvements articulaires assez étendus se passant dans l'articulation zeugo-autopodique. Les trois segments sont donc ainsi devenus chacun libres, mais dans nombre de cas la différenciation est encore poussée plus loin et la formation de segments angulairement pliés les uns sur les autres se poursuit jusque dans le domaine de l'autopode.

Les membres présentent de grandes différences dans leur orientation et dans celle de leurs divers segments. Ces différences sont en rapport avec leur mode de fonctionnement, par suite avec la disposition des muscles et avec celle des ceintures sur laquelle les muscles de la racine du membre ont une très grande action. Il est donc très important de connaître les principaux modes que peuvent présenter les membres dans leur attache au tronc et dans leur direction générale.

Pour fixer les idées on peut décrire trois dispositions principales auxquelles se laissent aisément ramener tous les cas particuliers, et qui sont établies sur la direction du plan moyen du membre par rapport aux plans directeurs du corps. Le plan moyen du membre est évidemment fictif, car on peut compter dans un membre au moins autant de plans qu'il y a d'angles déterminés par deux segments consécutifs, et en réalité bien davantage à cause des déviations ou des torsions observables dans la continuité d'un même segment. Mais le plus souvent ces plans diffèrent peu les uns des autres et il y a tout avantage à les considérer comme fusionnés en un seul. D'ailleurs il est un plan qui l'emporte sur tous les autres et dont la direction est absolument caractéristique, c'est celui qui est formé par le stylopode et le zeugopode angulairement pliés l'un sur l'autre, ou *plan stylo-zeugopodique.* Suivant que ce plan est situé dans un plan transversal, dans un plan horizontal ou dans un plan parallèle au plan sagittal on peut distinguer les membres en transversaux, horizontaux et sagittaux. Les premiers, qui paraissent être les plus simples et ne demander que les modifications les plus minimes en partant du membre-type, se rencontrent dans un petit nombre de formes et sont liés à la marche semi-rampante. Les seconds, plus modifiés, sont très répandus chez les Reptiles et appartiennent à la marche rampante. Les derniers, plus compliqués, au moins dans leur fonctionnement, constituent les membres dressés, caractéristiques des types supérieurs.

Membres transversaux. — Ces membres sont engendrés en faisant subir au modèle initial deux plicatures en sens opposés, portant l'une entre le stylopode et le zeugopode, l'autre entre les deux derniers segments. La première est un angle droit ouvert en dedans, du côté du corps, qui

amène la face primitivement ventrale du zeugopode dans une position verticale, où elle regarde en dedans, médialement, au lieu de regarder en bas comme elle faisait jusqu'alors. Rien n'est changé dans la position et dans l'orientation du stylopode dont le distum est toujours horizontal

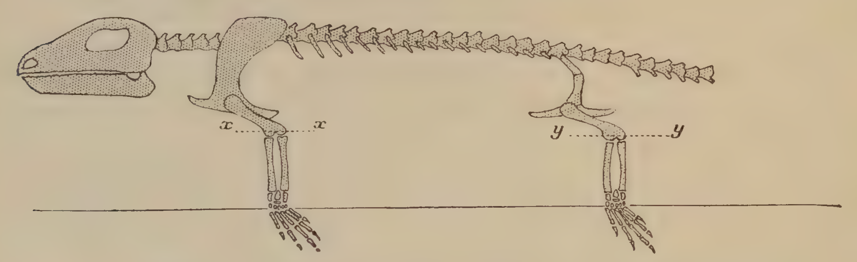


Fig. 5. — *Schéma des membres transversaux* (Urodèles).
x. x., axe bitrochléen ; — *y. y.*, axe bicondylien.

avec son bord cranial tourné en avant. La seconde courbure siège entre le second et le troisième segment, ou dans la continuité même de ce dernier qui se plie suivant la ligne basi-métapodiale, tandis que son basipode continue la direction du zeugopode qu'il prolonge en bas. Cette courbure est ouverte en dehors et écarte à angle droit la partie terminale du membre. Ainsi ce dernier, jusqu'ici horizontal dans sa totalité, est devenu vertical dans son segment moyen, ses deux segments terminaux restant horizontaux ; dans sa position moyenne son plan stylo-zeugopodique est transversal par rapport à l'axe sagittal du corps, c'est pourquoi on a désigné les membres qui offrent cette disposition sous le nom de membres transversaux. Les deux membres antérieur et postérieur, offrent la même orientation.

Au point de vue fonctionnel ces membres soulèvent le corps au-dessus du sol de toute la hauteur de leur zeugopode qui est seul vertical, mais leurs principaux mouvements locomoteurs, qui sont ceux de leur stylopode, s'effectuent dans le plan horizontal, le distum stylopodique étant alternativement protracté et rétracté pour porter en avant l'autopode qui s'appuie sur le sol et pousser ensuite le corps en avant pendant sa rétraction, l'autopode restant fixe. Pour cela, les muscles de la racine du membre sont surtout disposés dans le sens horizontal et ceux de la partie ventrale de la ceinture sont les plus développés. Le mouvement du stylopode est le même que dans les membres horizontaux que nous allons examiner bientôt, et comme ces derniers sont liés à la marche rampante on peut aussi désigner les membres transversaux sous le nom de semi-rampants.

Nous avons fait dériver les membres semi-rampants du modèle initial

en faisant subir à celui-ci deux plicatures opposées, chacune à angle droit, mais sans apporter dans la direction générale du membre aucun changement important et en lui laissant sa situation primitive, perpendiculaire au plan de symétrie du corps. En réalité, les choses ne sont point aussi simples et nous aurons à signaler dans les divers cas de membres semi-rampants, des modifications quelquefois beaucoup plus considérables, mais il était très important d'étudier ce cas schématique dans lequel la formation des angles est pour ainsi dire seule en jeu, et s'effectue sans changements concommitants des parties voisines, afin d'avoir une transition naturelle vers les types plus compliqués.

Toutefois on peut signaler dès maintenant que dans les membres transversaux les angles stylo-zeugopodiques ne sont point absolument identiques et semblablement disposés aux deux membres, c'est pourquoi on peut désigner sous le nom d'angle *cubital* l'angle stylo-zeugopodique du membre antérieur et sous celui d'angle *poplité* le même angle dans le membre postérieur. L'angle zeugo-autopodique peut être appelé aux deux membres, angle *pédieux.*

Dans les membres transversaux schématiques où le stylopode se meut horizontalement d'avant en arrière et vice-versa, ce segment est supposé pouvoir se déplacer d'une quantité égale en avant et en arrière de sa position moyenne, qui est à angle droit sur l'axe du corps. Mais en réalité cela ne s'observe jamais chez les semi-rampants, le stylopode a souvent une excursion moins étendue et se tient dans une position moyenne bien déterminée qui permet de parler d'un angle *zono-stylique.* Cet angle zono-stylique, à peine indiqué chez les Urodèles, est au contraire très marqué chez les animaux supérieurs, et il a une direction opposée dans les deux membres chez tous les Tétrapodes à membres dressés.

Membres horizontaux. — Dans ce cas l'angle stylo-zeugopodique n'est plus vertical mais horizontal et en même temps son ouverture se fait en sens opposé dans le membre antérieur et dans le membre postérieur (fig. 4).

Au membre antérieur le stylopode, toujours horizontal, ne reste pas transversal dans sa position moyenne, mais se dirige en arrière se rapprochant plus ou moins du corps, et son distum ne peut être ramené en avant de plus de 90°, de sorte qu'il ne dépasse jamais le niveau de l'articulation scapulaire comme il pouvait le faire dans le cas précédent. Il y a donc un angle zono-stylopodique ouvert en arrière. Le zeugopode est plié sur le stylopode de telle manière que l'angle stylo-zeugopodique ou cubital, toujours ouvert cranialement, est à peu près horizontal. L'au-

topode prolonge le zeugopode sur lequel il peut cependant se fléchir plus ou moins fortement, surtout du côté ventral, mais d'une manière générale il se comporte comme la continuation du zeugopode qui se serait élargi et pourvu de griffes pour mieux adhérer aux appuis. Il

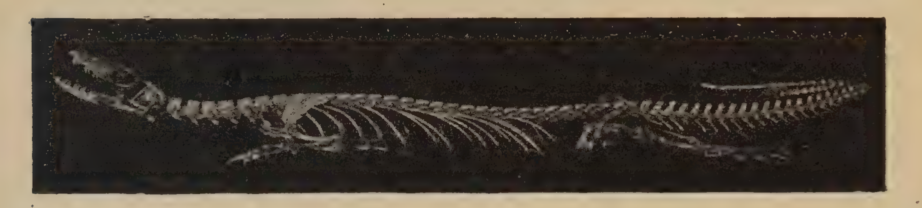


Fig. 6. — *Membres horizontaux.*

Squelette naturel de Varan vu de profil.

n'y a pas d'angle pédieux. Le stylopode se déplace horizontalement comme dans les membres transversaux, mais ce déplacement est toujours beaucoup plus limité et les mouvements principaux se passent surtout dans le zeugopode qui, s'écartant rapidement du stylopode après s'en être rapproché et avoir pris appui sur le sol par la main, pousse en avant le stylopode et consécutivement l'articulation scapulaire, entraînant le corps comme on le verra plus tard.

Au membre postérieur le stylopode, horizontal, n'est point dirigé dans un sens déterminé comme au membre antérieur, mais se meut dans un plan horizontal aussi bien dans le sens cranial que dans le sens opposé, de manière à effectuer, à partir de la cavité cotyloïde, une excursion de près de 180°. .Il n'y a donc pas d'angle zono-stylopodique qui exigerait une situation moyenne du fémur. Le zeugopode, également horizontal, forme avec le stylopode un angle stylo-zeugopodique dont l'ouverture (angle poplité) toujours tournée du côté caudal, est beaucoup plus variable qu'au membre antérieur, à cause même de l'étendue du déplacement du stylopode. L'autopode ne prolonge plus le second segment mais est plié sur lui de façon que son axe est dirigé latéralement ou même en arrière .L'angle pédieux existe donc toujours. Les principaux mouvements se passent dans le stylopode qui est alternativement protracté et rétracté et que les deux autres segments suivent assez passivement. En rapport avec ce fonctionnement les muscles de la racine du membre sont principalement horizontaux et ceux de la partie ventrale de la ceinture sont les plus développés.

Pour passer du membre semi-rampant au membre rampant il faut des changements assez considérables, qui diffèrent d'ailleurs à chaque

membre puisque la position de ces derniers n'est pas la même en avant et en arrière.

Au membre antérieur, la direction caudale de l'os mise à part, le proximum stylopodique garde ses rapports primitifs, c'est-à-dire que sa face dorsale reste dorsale et la ventrale de même, mais à son distum l'axe bitrochléen est changé et se dirige presque verticalement avec son

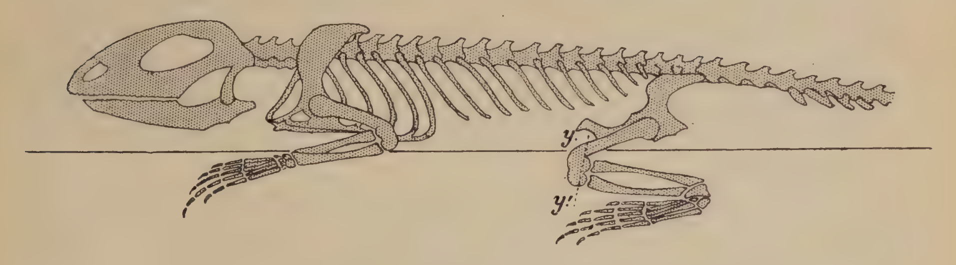


Fig. 7. — *Schéma des membres horizontaux* (Sauriens).
y. y'., axe bicondylien.

extrémité craniale tournée en haut (dorsalement). Tout se passe donc comme si le stylopode avait été tordu sur lui-même de près de 90°, torsion nécessaire pour porter en avant la face ventrale du distum qui regardait jusque-là en bas, et pour amener dans le plan horizontal l'angle stylo-zeugopodique jusque-là vertical. Ce n'est pas le moment de discuter l'importante question des torsions, je prie simplement le lecteur d'accepter provisoirement cette explication jusqu'au moment où on pourra l'examiner plus à fond. Elle a au moins l'avantage de bien préciser la manière dont on peut comprendre comment s'est fait le changement entre le membre antérieur transversal et le même membre devenu horizontal.

En même temps que l'axe bitrochléen se redressait, l'os préaxial du zeugopode (radius) suivant son attache sur le distum stylopodique a été relevé lui aussi et son proximum s'est placé non plus cranialement à celui de l'os postaxial comme il l'était primitivement, mais dorsalement. Une légère modification de la surface articulaire du stylopode l'a porté aussi un peu en dedans par rapport au proximum de l'os postaxial (cubitus) qui devient plus ventral et plus externe. D'un autre côté à son extrémité distale le zeugopode dispose ses deux os parallèlement l'un à l'autre dans un plan horizontal pour porter dans cette direction l'autopode qui doit dans la marche s'appuyer sur le sol. Le plan formé par le zeugopode, et jusque-là horizontal, s'est donc un peu tordu sur lui-même puisque sa portion proximale est verticale tandis que la dis-

tale est horizontale. Cette torsion du plan, mais non des os du zeugopode qui ne se croisent jamais dans ce type, a souvent été comparée à la pronation du bras des animaux supérieurs, nous verrons plus tard en quoi elle en diffère. En tous cas elle n'a pas la même importance que la torsion du stylopode et l'on peut résumer brièvement les modifications qui permettent de passer du membre antérieur transversal au même membre horizontal en disant qu'il suffit pour cela de relever presque verticalement l'axe bitrochléen, en tordant le stylopode sur son axe, du ventre au dos et d'arrière en avant, de manière à faire regarder cranialement la face du distum stylopodique primitivement ventrale. La torsion secondaire du plan zeugopodique est le complément obligé de la première.

Au membre postérieur la caractéristique du membre rampant est aussi, forcément, la situation verticale de l'axe du distum stylopodique (axe bicondylien) seule manière de rendre horizontal l'angle stylo-zeugopodique. Mais ici l'orientation de cet axe est exactement inverse de ce qu'elle était au membre antérieur, son extrémité craniale étant tournée en bas, la caudale au contraire dorsalement, de sorte que l'os préaxial du zeugopode (tibia) est maintenant placé du côté ventral, le postaxial (péroné) du côté dorsal, exactement à l'opposé de ce qu'ils sont au membre antérieur.

Le plan du zeugopode ne subit aucune torsion, et comme celui de l'autopode le continue tout d'abord,il se trouverait, si les choses restaient ainsi, que le dernier segment du membre toucherait le sol par son bord préaxial seulement. Mais cette disposition, qui serait très défavorable à la marche, est modifiée parce que d'une part l'axe de l'autopode se plie sur le segment précédent en formant avec lui un angle pédieux plus ou moins ouvert mais toujours dirigé en avant ou latéralement, et que d'autre part certains arrangements des pièces du tarse permettent à l'autopode de s'étaler sur le sol.

Dans ce cas, à part la modification du tarse dont il vient d'être parlé, toutes les parties du membre conservent les rapports essentiels qu'elles présentaient dans le modèle primitif, c'est-à-dire que les faces initialement dorsale et ventrale du stylopode et du zeugopode se continuent régulièrement l'une dans l'autre à chaque segment, sans présenter la moindre torsion, et regardent chacune du même côté. On peut donc imaginer que le changement indispensable pour passer du membre transversal à l'horizontal a consisté dans une torsion de tout le membre s'effectuant au niveau de la cavité articulaire de la hanche, de telle façon que les faces primitivement dorsales du stylo et du zeugodope aient été dirigées cranialement, les faces ventrales caudalement.

Et c'est bien ainsi qu'elles sont orientées si l'on envisage leur position moyenne. Lorsque la cuisse est dirigée un peu en avant, il est clair que la face primitivement dorsale du stylopode regarde en dedans, vers le corps, plutôt que cranialement, et celle du zeugopode en dehors ou latéralement, mais si l'on étendait la jambe sur la cuisse comme on a le droit de le faire pour comparer leur orientation à celle du membre primitif on verrait aisément qu'elle est bien celle qui vient d'être dite. Ainsi au membre postérieur tout se passe comme si une simple torsion intra-articulaire avait été effectuée en faisant tourner dans la cavité cotyloïde l'axe longitudinal du membre de 90°, de manière à diriger ventralement son bord jusque-là préaxial.

Membres dressés ou parasagittaux. — Ces membres sont disposés de telle façon que le plan moyen de leurs divers segments, assez exactement donné par celui de l'angle stylo-zeugopodique est parallèle au plan sagittal. Les divers types de membres parasagittaux sont trop nombreux pour que l'on puisse résumer brièvement leurs caractères comme cela a été fait pour les précédents. Nous dirons simplement que, dans les cas les plus simples (Dinosauriens) au membre antérieur il y a toujours au moins un angle stylo-zeugopodique parasagittal ouvert en avant (angle cubital) et au membre postérieur deux angles alternes, le stylo-zeugopodique (poplité) ouvert en arrière — par opposition à l'angle correspondant du membre antérieur — et l'angle pédieux ouvert en avant. Il y a aussi deux angles zono-stylopodiques de sens opposé aux deux membres (voy. fig. 60).

Chez les Mammifères les choses se compliquent naturellement, mais toujours, dans tous ces membres, les mouvements principaux du stylopode se font dans un plan parasagittal et les muscles qui les produisent, tendus eux-mêmes entre le tronc et le membre, ont une direction principalement verticale au lieu d'être horizontaux comme dans les cas précédents.

Les membres dressés peuvent être considérés comme des tiges brisées, dont les angles gardent dans la station une ouverture moyenne, toujours la même dans une espèce donnée, et qui est plus ou moins modifiée dans la marche ou dans le repos. Dans la marche la modification de ces angles peut raccourcir le membre et faciliter son détachement du sol en évitant les obstacles créés par l'inégalité de ce dernier. Dans le repos, le relâchement de ces angles permet à l'animal de faire reposer directement son corps sur le sol et d'épargner ainsi le travail musculaire destiné à maintenir ces angles dans leur ouverture moyenne. En effet chacun de ces angles peut être considéré comme un ressort actif, c'est-à-dire dont

l'élasticité repose sur la contraction de certains muscles qui maintiennent leur ouverture à un état moyen. Pour remplir leur rôle, qui est de constituer une tige articulaire susceptible d'allongement et de raccourcissement suivant une droite qui représente l'axe principal du

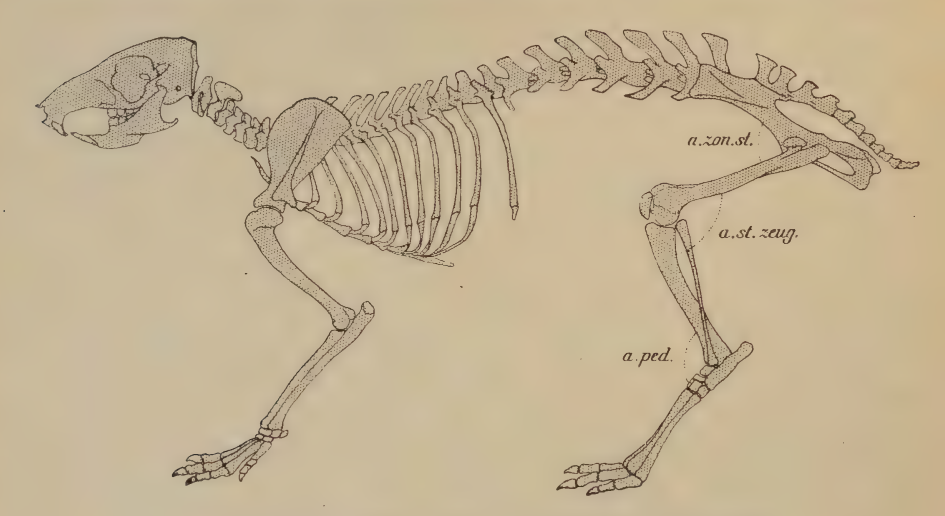


FIG. 8. — *Schéma des membres dressés ou parasagittaux* (Mammifère).
a. ped., angle pédieux ; — *a. st. zeug.*, angle stylo-zeugopodique ; — *a. zon. st.*, angle zono-stylopodique.

rayon formé par le membre, ces angles doivent naturellement alterner d'une manière régulière et les puissances musculaires qui les tendent doivent alterner elles aussi dans le même sens.

Cette condition permet de reconnaître immédiatement lequel des deux angles fait par le fémur avec l'axe du bassin, chez les Mammifères, doit être regardé comme l'angle zono-stylique. En effet, il y a chez ces animaux un angle ilio-fémoral et un angle ischio-fémoral, le premier seul répond à la condition habituelle des autres angles du membre, c'est-à-dire à l'écartement des deux branches d'un ressort, c'est donc lui qui doit être choisi.

La disposition angulaire des segments des membres, toujours nécessaire pour leur fonctionnement, prend dans les membres dressés sa valeur maxima parce que là ces angles sont non seulement nécessaires à une bonne locomotion, mais qu'ils portent en outre tout le poids du corps. Dans les membres dressés l'axe du distum stylopodique est bien dans le plan horizontal comme chez les semi-rampants, mais il est orienté différemment, son extrémité craniale étant devenue latérale ou externe au membre antérieur, tandis qu'elle est médiale ou interne au membre

postérieur. Le condyle radial est en effet latéral ou externe au bras tandis que le tibial est interne ou médial à la cuisse. Cette disposition peut s'expliquer par une torsion intra-articulaire en sens inverse de chaque membre s'effectuant dans chaque articulation zono-stylique en partant de la position transversale primitive. En effet, si l'on imagine qu'au membre antérieur le stylopode tourne sur son axe longitudinal dans la cavité articulaire de l'épaule de manière à amener craniale-ment sa face primitivement ventrale, tandis qu'au membre postérieur c'est sa face dorsale qui est tournée dans ce même sens, on obtient la position définitive des membres. Il suffit d'ajouter qu'au membre antérieur cette rotation est complétée par un mouvement de pronation qui amène en dedans le bord préaxial de la main qui sans cela serait tourné en dehors.

Cette rotation intra-articulaire, qui s'observe d'ailleurs ontogénique-ment, puisqu'à l'orientation primitive, d'abord identique pour les deux membres, fait suite l'orientation inverse, fixe bien les rapports des membres dressés avec ceux des catégories précédentes.

En réalité, il se présente beaucoup d'autres modifications, ce n'est pas seulement le membre qui change d'orientation mais aussi tout ou partie de la ceinture. Toutefois il suffit, pour le moment, d'avoir précisé de la manière indiquée les rapports essentiels des membres et du tronc, pour comprendre le changement le plus important qui caractérise ces membres, à savoir le déplacement du plan stylo-zeugopodique dans le plan parasagittal, et en même temps pour définir les angles principaux que nous aurons à examiner dans les divers cas ainsi que leurs rapports avec la disposition schématique du membre prise comme point de départ.

Avertissement pour l'étude des membres. — Cette étude est rendue particulièrement difficile par la manière défectueuse dont les membres ont souvent été représentés dans leur forme, dans leurs rapports avec le tronc ou avec les milieux qui leur servent d'appui, et dans la position relative de leurs divers segments. En dehors des animaux familiers dont les attitudes sont exactement rendues par la plupart des artistes, il en est un bien plus grand nombre, même parmi ceux qui vivent sous nos yeux (Lézards), qui sont fort imparfaitement figurés. D'autre part les squelettes sont très souvent mal montés comme on le verra plus loin, et les reconstructions de Vertébrés fossiles laissent aussi beaucoup à désirer.

Il ne faut donc pas se contenter de ce que l'on voit dans les livres ou sur les squelettes artificiels, et l'on doit s'efforcer de se rendre compte par soi-même de la manière dont les choses sont disposées. Lorsqu'on

ne peut le faire sur des pièces, en multipliant les lectures et en comparant les dessins des divers auteurs on arrive souvent à apercevoir des faits qui leur ont échappé, faute d'un travail de synthèse, d'ailleurs souvent impossible au moment où ils écrivaient.

Pour faciliter cette étude aussi bien que pour permettre de suivre plus aisément les descriptions ultérieures nous donnerons ci-après l'indication des traités ou des ouvrages iconographiques indispensables à consulter. Dans cette liste figurent seulement les ouvrages se rapportant à l'ensemble des Vertébrés. Ceux qui intéressent spécialement certaines classes seront indiqués à propos de celles-ci.

Un mot pour l'illustration. En matière d'ostéologie celle-ci, qui est capitale, est cependant très insuffisante et très inégale suivant les auteurs. Cela se comprend aisément à cause des difficultés sans nombre que l'on rencontre pour bien représenter la surface tourmentée des os, pour mettre en leur vraie valeur leurs plans multiples et pour faire comprendre les raccourcis et les courbures. Même les meilleures iconographies, dressées à grands frais, ne sont pas sans défauts sous ce rapport. Elles ont d'ailleurs le tort d'être faites, pour les ensembles, d'après des squelettes artificiels plus ou moins bien montés, et de reproduire ensuite les pièces isolément, ce qui est excellent pour leur étude particulière, mais ne permet pas toujours de comprendre comment s'établissent ensuite leurs relations topographiques.

Dans ce livre la topographie est mise au contraire en première ligne. Les rapports des ceintures avec la cavité viscérale ou avec les parois du tronc ont particulièrement retenu mon attention. L'illustration originale n'est pas aussi complète ni aussi parfaite que je l'aurais voulu, les difficultés du sujet, aussi bien que celles des temps en sont la cause. On a souvent figuré des pièces vues de trois quarts ce qui heurte un peu l'habitude courante de ne représenter les os que de face ou de profil. Mais ce procédé a l'avantage de montrer avec une seule figure des détails qui en exigeraient plusieurs. Malgré cela il n'a pas toujours été possible de représenter certaines relations dont il est fait état, parce qu'il aurait fallu trop multiplier les dessins. Mais comme il s'agit alors de rapports ou d'orientations faciles à constater sur des pièces courantes, le lecteur est prié de se reporter à ces dernières, et tout ce qui pouvait rester obscur dans les descriptions lui deviendra clair et facile à comprendre.

BIBLIOGRAPHIE

Ouvrages généraux renfermant des descriptions ou des figures se rapportant à toutes les classes des Vertébrés tétrapodes. Pour les théories sur les membres voir IIe partie.

CUVIER (G.). — *Leçons d'Anatomie comparée*, 2e édit., Paris, 1835-46.
— *Recherches sur les ossements fossiles*, 4e édit., Paris, 1834-36
— *Le règne animal*, 1817, 5 vol., in-8°.
WEBER (G. et E.).— *Encyclopédie anatomique*, trad. Jourdan, t. II. Ostéologie, syndesmologie, mécanique des organes de la locomotion, 1843.
HUMPHRY. — *Observat. on the limbs of vertebrate animals*, etc., 1860.
MILNE-EDWARDS (H.).— *Leçons sur la Physiologie et l'Anat. comp.*, Paris, 1857-80, t. X.
GERVAIS (P.). — *Zoologie et Paléont. françaises*, 2e édit., 1859.
HUXLEY (TH.).— *Éléments d'Anat. comp. des Vertébrés*, trad. franç. par Mme Brunet, Paris, 1875.
BRONN (N. G.). — *Thier-Reich* (voir pour chaque classe).
BREHM. — *La vie des animaux.* Les merveilles de la Nature (voir pour chaque classe).
OWEN (R.). — *Comparative Anat. of. Vertebrates*, 3 vol. London, Longmans, 1866-1868.

PARKER (W.-K.).— *A Monograph on the structure and development of the Shoulder-Girdle and Sternum in the Vertebrata.* Ray Society, 1868.
PETTIGREW. — *La locomotion chez les animaux.* Paris, G. Baillière, 1874.
MAREY (E.-J.). — *La machine animale.* Paris, Germer Baillière, 1878.
GEGENBAUR (C.). — *Manuel d'Anat. comparée.* Trad. franç. par C. Vogt, Paris, 1874.
SABATIER (A.). — *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs*, etc. Mémoire Acad. Sciences, Montpellier, 1880.
VOGT (C.) et YUNG. — *Traité d'Anatomie comparée pratique*, t. II, Genève, 1894.
MAREY (E.-J.). — *Le mouvement.* Paris, 1894.
ZITTEL (C.). — *Traité de Paléontologie*, t. III, 1893.
— *Traité de Paléontologie*, t. IV, 1894.
— *Grundzüge der Palæontologie*, 2 Bd. Neu bearbeitet von Broili, Koken, Schlosser, 1911.
WOODWARD (SM.-A.). — *Outlines of vertebrate Paleontology*, Cambridge, 1898.
GEGENBAUR (C.). — *Vergleichende Anat. der Wirbelthiere*, 2 vol., 1898-1901. Leipzig.
BRAUS (H.). — *Die Entwickel. der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts.* Handb. d. vergleich. u. exper. Entwickelungslehre der Wirbeltiere. O. Hertwig's. Bd III, t. 2, 1904.
WIEDERSHEIM (R.). — *Vergleich. Anat. der Wirbelthiere*, 6e édit. Iena, 1906.
WILDER (H.-H.). — *History of the human body.* New-York, 1909.
SCHIMKEWITSCH (W.).— *Lehrb. d. vergleich. Anat. der Wirbelthiere*, traduit en allemand du russe par Maïer et Serkastchoff, Stuttgart, 1910.
VIALLETON (L.). — *Éléments de Morphologie des Vertébrés*, Paris, 1911.
JAEKEL (OTTO). — *Die Wirbeltiere*, Berlin, 1911.
ABEL (O.). — *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*, Stuttgart, 1912.
HILZHEIMER (M.) und HAEMPEL (O.).— *Handbuch der Biologie der Wirbelthiere.* Stuttgart, 1913.
FRASSETTO (F.).— *Lo scheletro degli arti nell' Uomo e nei vertebrati.* Filogenesi ed ontogenesi Bologna, 1915.
LULL (R.-S.). — *Organic evolution*, New-York, 1917.
OSBORN (H.-F.). — *L'origine et l'évolution de la vie*, Edit. française, 1921.

CHAPITRE II

MEMBRES ET CEINTURES DES AMPHIBIENS

Parmi ces animaux nous étudierons surtout les Urodèles pour des raisons qui se comprennent aisément. En effet ils sont restés très près du type ichthyen dont ils gardent la forme extérieure, à peine modifiée par la présence de membres grêles ; leur musculature a conservé, autant que celle des Poissons, la disposition métamérique ; leur appareil branchial, s'il a perdu les cartilages de ses arcs à mesure que ceux-ci se sont flétris et soudés, n'a cependant guère changé de forme, et la métamorphose se réduit chez eux à des modifications peu profondes.

Les membres des Urodèles répondent à peu près à la définition des membres transversaux, et, lorsqu'ils servent de support au corps ou à la marche sur le fond des marais, ils présentent le coude et le genou tournés en dehors et ouverts en bas et en dedans. L'avant-bras et la jambe dressés verticalement forment avec le bras ou la cuisse un angle droit, tandis que la main et le pied s'étalent sur le sol en se dirigeant en dehors de manière à former un appui constitué le plus souvent par le métapode et les doigts seulement, le basipode continuant directement le zeugopode. Toutefois, on verra plus loin que ces membres ne sont point absolument conformés comme ceux du type transversal et qu'ils présentent déjà certains traits des membres horizontaux, notamment, au membre antérieur, la tendance plus ou moins marquée du coude à se diriger en arrière, et au membre postérieur la possibilité de se placer horizontalement en se tournant de 90° en haut et en arrière. Ces modifications tiennent à deux conditions principales : pour le membre antérieur à la locomotion terrestre, dont l'animal se sert pendant une partie de sa vie, et dans laquelle ce membre ne reste jamais rigoureusement transversal, même lorsque le postérieur a cette disposition ; pour le membre postérieur à la situation qu'il doit prendre dans la nage ; mais ces modifications de structure ne vont jamais jusqu'à donner aux Urodèles une véritable allure rampante, comme la structure de leur pied le montre à l'évidence.

Dans l'eau, et lorsqu'ils reposent sur le fond, leurs membres ont la direction transversale et fonctionnent comme les transversaux, bien que l'excursion du distum stylopodique ne soit pas très étendue et qu'elle

n'atteigne jamais près de 180° comme cela arrive pour le membre postérieur des Lézards. Mais leur mouvement horizontal de protraction et de rétraction suffit pour la marche lente qu'ils exécutent dans ces conditions. Dès qu'ils veulent se déplacer plus rapidement, les Urodèles relèvent leurs membres horizontalement le long des flancs en les dirigeant en arrière, la face palmaire de l'autopode appliquée contre le corps, le bord cranial du membre tourné en bas. Chez certains d'entre eux le membre postérieur ainsi ramené contre le corps peut en être écarté légèrement puis rapproché à nouveau et produire ainsi de légers mouvements capables de déplacer un peu l'animal dans une nage très lente, mais dès que celle-ci devient plus rapide le queue seule intervient.

La musculature est très nettement métamérique et sa disposition est très facile à suivre, la peau enlevée, grâce aux myoseptes. On a dit avec juste raison que les myotomes sont moins compliqués que chez les Poissons. En effet, lorsqu'on examine la trace des myoseptes à la surface du corps on remarque que, dans le tronc, l'obliquité de leurs parties dorsale et ventrale sur le myosepte horizontal est beaucoup moins forte que chez les Poissons, et que de plus ils ne forment jamais de plis en Z dans chacune de leurs moitiés dorsale et ventrale. Néanmoins ils ne sont point aussi nettement transversaux qu'on les figure dans quelques schémas et leur moitié dorsale est elle-même pliée en V à pointe mousse dirigée en arrière et ouvert en avant. Dans la moitié ventrale du tronc, les myoseptes sont, il est vrai, à peu près transversaux et les myomères forment des bandes perpendiculaires à l'axe du corps, mais en arrière de la ceinture pelvienne, ils reprennent bientôt leur obliquité qu'ils conservent jusqu'au bout de la queue et ils forment avec ceux de la moitié dorsale les chevrons caractéristiques. Enfin il ne faut pas oublier que la trace des myoseptes à la surface n'exprime pas à elle seule tous les caractères de leur direction et notamment qu'elle ne traduit point l'obliquité que celle-ci présente en allant de dedans en dehors, de la colonne à la peau. C'est justement cette obliquité, répondant à celle des apophyses transverses et des côtes, qui est plus sensible dans l'épisome et qui se traduit par le fort plissement des myoseptes dans cette région signalée ci-dessus. En un mot, chaque paire de myoseptes offre à peu près la surface d'un cône puisqu'elle se montre toujours sous la forme d'un V aussi bien sur les coupes horizontales que sur les coupes parasagittales. Cette surface de contact des myomères consécutifs peut être secondairement plissée. Ces plissements reproduisent les déformations que présente la surface d'arrachement d'un cône obtenue par torsion latérale, ainsi que l'a fait remarquer Amans (1888).

La musculature ventrale du tronc, tout en restant métamérique, pré-

sente déjà cependant quelques dispositions analogues à celles que l'on observe chez les Amniotes et les fibres des différents myomères se disposent en plans superposés dans chacun desquels toutes ont la même direction. Dans les flancs, c'est-à-dire du myosepte horizontal jusqu'à une faible distance de la ligne médiane ventrale, les fibres au lieu de rester longitudinales deviennent obliques et forment, chez les Urodèles adultes, quatre couches différentes ainsi disposées de dehors en dedans : 1° une couche superficielle à fibres obliques du dos au ventre et d'avant en arrière (muscle oblique externe superficiel) ; 2° une seconde couche de même direction (m. oblique externe profond) ; 3° une troisième couche dont les fibres sont obliques en sens inverse des précédentes, c'est-à-dire du ventre au dos et d'arrière en avant, de manière à croiser les premières à angle droit (muscle oblique interne); enfin 4° une couche à fibres transversales, placée immédiatement au-dessous du péritoine (m. transverse).

Les deux couches moyennes existent seules chez les larves, puis chacune d'elle engendre sur son côté libre le feuillet correspondant, l'oblique externe profond donnant l'oblique superficiel et l'oblique interne engendrant le transverse.

Il est facile de comparer ces couches à celles que l'on rencontre chez l'Homme et qui ont fourni les bases de la nomenclature des muscles. L'oblique externe superficiel n'est plus représenté chez les Mammifères que par les muscles petits dentelés postérieurs qui forment encore chez certains d'entre eux une couche continue. L'oblique externe profond répond au grand oblique externe ou descendant de l'anatomie humaine; l'oblique interne au petit oblique (oblique ascendant) et le transverse au transverse de l'abdomen. Chez les Amniotes où les côtes sont assez longues pour descendre dans les flancs et former un thorax, la musculature de ce dernier calque celle de l'abdomen, l'oblique externe est représenté par l'intercostal externe, et l'oblique interne par l'intercostal correspondant, le transverse devient chez les Mammifères, où il se réduit beaucoup, le triangulaire du sternum.

De part et d'autre de la ligne médiane ventrale les fibres musculaires deviennent longitudinales et forment ainsi une bande musculaire répondant aux muscles droits de l'abdomen. Cette bande s'étend du pubis à l'appareil hyoïdien, d'où le nom de muscle pubo-hyoïdien qu'on lui donne parfois. Mais une partie de ses fibres s'arrêtent en chemin à différents niveaux de la ceinture pectorale comme on le verra plus loin.

Ces rapides indications sur la musculature permettent d'étudier plus aisément les ceintures squelettiques. Nous commencerons d'abord par la ceinture pelvienne.

I. Ceinture pelvienne

Cette ceinture ne fait défaut parmi les Urodèles que dans le genre *Siren*. Chez tous les autres elle existe, et contrairement à la ceinture correspondante des Poissons, elle est toujours reliée à la colonne vertébrale, constituant avec l'aide de cette dernière un anneau squelettique complet, le *bassin*.

La ceinture proprement dite comprend une large plaque ventrale, la plaque pubo-ischiale et une branche montante dorsale, l'ilion. La première est située dans l'épaisseur de la paroi ventrale où elle remplace entièrement, dans toute son étendue, les muscles de l'hyposome qui manquent totalement à son niveau. Elle a une forme quadrilatère ou trapézoïdale avec sa grande base céphalique, sa petite base caudale. Sur ses côtés est placé l'acétabulum. Contrairement à ce que l'on observe chez les Amniotes, elle n'est point divisée en deux parties bien distinctes pubis et ischion, mais elle est d'une seule venue, et, chez les jeunes, formée d'une lame cartilagineuse dans laquelle il est impossible de distinguer le pubis de l'ischion. Plus tard il apparaît de chaque côté, dans sa moitié caudale, un point d'ossification que l'on compare naturellement à l'ischion, mais qui ne s'étend jusque vers l'acétabulum que chez les animaux très âgés et, chez les autres, en reste généralement séparé par une certaine étendue de cartilage. En avant des ossifications ischiatiques la plaque reste toujours cartilagineuse et continue, présentant seulement en avant du cotyle un trou étroit pour le passage du nerf obturateur. Cette partie répond au pubis. La plaque pelvienne est absolument plate ou bien légèrement concave du côté dorsal suivant la forme de l'espèce ; elle est absolument continue et impaire ou bien elle présente sur la ligne médiane un léger sillon qui la divise en deux moitiés et qui répond à la partie symphysaire du bassin des autres Tétrapodes. Sur son bord cranial ou pubien elle présente, au point où ce bord passe dans le bord latéral une épine plus ou moins saillante, l'épine pubienne latérale ou *épine pectinée*. Cette épine est séparée du bord cranial de

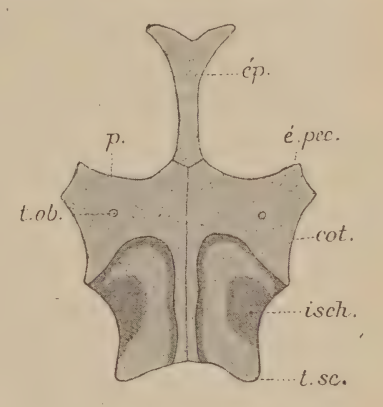


Fig. 9. — *Bassin d'Axolotl, vu par la face ventrale.*

cot., cotyle ; — *ép.*, épipubis ; — *é. pec.*, épine pectinée ; — *isch.*, ischion ; — *p.*, pubis ; — *t. ob.*, trou obturateur ; — *t. sc.*, tubérosité sciatique.

l'acétabulum par une légère échancrure sur laquelle se réfléchit le muscle pubo-ischio-fémoral interne. En dedans elle se continue avec le bord cranial du pubis qui est tantôt transversal (Axolotl), tantôt oblique d'arrière en avant (*Necturus*). Sur la ligne médiane s'attache d'habitude au bord cranial du pubis un cartilage en Y, le cartilage ypsiloïde ou *épipubis* que l'on a souvent comparé aux os marsupiaux.

Sur le bord caudal de la plaque pelvienne au point où le bord latéral de l'ischion passe dans son bord caudal on remarque une petite saillie en crochet tournée en dehors. Cette saillie, qui fait pendant à l'épine pectinée, correspond à la tubérosité ischiatique des animaux supérieurs, nous l'appellerons apophyse ou tubérosité sciatique pour la distinguer de l'épine sciatique des animaux supérieurs qui n'a rien de commun avec elle.

L'acétabulum est situé à la rencontre de l'ilion et de la plaque pubo-ischiale, de telle manière que son bord ventral est au niveau de la face dorsale de la plaque. Par conséquent, toute la hauteur dorso-ventrale du bassin est formée par l'ilion et la côte sacrée qui le surmonte, et la partie infra-acétabulaire n'a aucune part à la formation de la cavité pelvienne, ou une part très minime lorsque la plaque pubo-ischiale est un peu concave. La cavité articulaire est hémisphérique et formée de deux parties : l'une inférieure appartenant à la plaque pubo-ischiale, l'autre supérieure rattachée à l'ilion. Ces deux parties sont rattachées l'une à l'autre par un ligament fibreux et sont mobiles l'une sur l'autre. Comme chez les Sauriens l'ilion ne forme qu'une très faible partie de la surface articulaire du cotyle, le quart environ, les trois autres quarts étant fournis par la plaque pubo-ischiale. Il n'y a pas de suture pubo-ischiatique dans cette dernière, contrairement à ce que l'on observe ailleurs, parce que le pubis ne forme jamais une ossification distincte. Il n'existe pas non plus de fosse pelvienne externe au-dessus de la cavité articulaire, laquelle est très nettement limitée par son bord supérieur saillant qui la sépare de la portion inférieure ou ventrale de l'ilion restée plane ou même légèrement convexe en dehors, au lieu d'être déprimée et concave comme chez les Reptiles. La cavité acétabulaire est située plus près du bord antérieur ou pubien de la plaque pelvienne que de son bord postérieur ou ischial. Elle est largement ouverte en dehors, mais on trouve sur son bord postérieur et du côté ventral une légère saillie de l'ischion (voy. fig. 10) qui donne au fémur un appui solide dans ses mouvements de rétraction.

L'ilion est court et ne dépasse pas la moitié de la hauteur des flancs. Il est donc loin d'atteindre directement la colonne vertébrale comme il le fait chez les autres Tétrapodes et il est relié à cette dernière par une

pièce aussi développée que lui-même, la *côte sacrée*, qui prend ici une importance et des rapports un peu spéciaux.

L'ilion est une baguette osseuse, comprimée latéralement, surtout à ses deux extrémités et qui se dirige de bas en haut et d'avant en arrière (fig. 10). Il offre donc la direction caractéristique antéro-postérieure qu'il présente chez les Reptiles rampants. Il se porte en même temps de dedans en dehors, de manière à élargir l'anneau pelvien en partant de la plaque pubo-ischiale. Son extrémité ventrale est quelque peu élargie et présente ainsi deux pointes, l'une antérieure ou pubienne, l'autre postérieure qui se dirige vers l'ischion, mais ne l'atteint pas toujours à cause du retard de l'ossification de ce dernier qui n'arrive pas jusqu'à l'acétabulum. Son extrémité dorsale présente aussi un léger élargissement mais beaucoup moindre qu'à l'autre extrémité et en tous cas infiniment petit à côté de l'étalement de la partie dorsale de l'ilion chez les Reptiles. Elle est surmontée, chez les jeunes, par un prolongement resté cartilagineux, souvent désigné sous le nom d'épiilion, mais qui ne mérite pas une mention particulière. Ce faible développement de la partie dorsale de l'ilion tient évidemment à ce qu'elle ne donne attache à aucun des muscles du membre, contrairement à ce qu'elle fait chez les Reptiles et qu'elle ne fonctionne que comme une partie de l'anneau pelvien intercalé entre les muscles abdominaux et les muscles caudaux. Le reste de cet anneau est formé par la vertèbre sacrée avec son apophyse transverse, et par la côte sacrée.

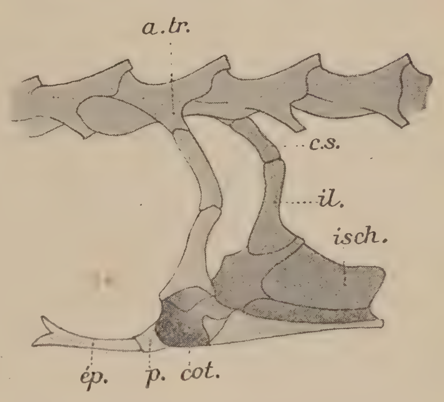


Fig. 10. — *Bassin d'Axolotl, vu de profil.*
a. tr., apophyse transverse ; — *c. s.*, côte sacrée ; — *cot.*, cotyle ; — *ép.*, épipubis ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *p.*, pubis.

La vertèbre sacrée, unique, ne se distingue guère des vertèbres immédiatement voisines que par la force de son apophyse transverse qui, bien que de même longueur que les autres, et inclinée en arrière de la même façon, est cependant du double plus épaisse. Sa base, qui s'appuie sur le corps vertébral est très développée et descend un peu plus bas du côté ventral que ne le font les apophyses voisines, de manière à s'unir plus largement en hauteur avec le corps vertébral. C'est là un caractère que l'on trouvera toujours dans les vertèbres sacrées articulées avec la ceinture pelvienne, alors même que les parties qui la présenteront ne seront

pas rigoureusement comparables à celle qui l'offre chez les Urodèles. En effet chez ces derniers cette partie est représentée par l'apophyse transverse très développée, et s'appuyant à la fois sur le corps vertébral du côté ventral et sur l'arc neural dorsalement, laissant subsister entre ces deux parties ventrale et dorsale un trou pour le passage de l'artère collatérale vertébrale. Chez les Amniotes, au contraire, dans le sacrum l'apophyse transverse n'est pas développée du côté ventral du corps vertébral, et c'est la côte sacrée qui occupe sa place venant s'appuyer elle-même sur le corps vertébral, tandis que du côté dorsal elle se confond avec l'apophyse transverse.

Chez les Urodèles la côte sacrée est bien distincte de l'apophyse transverse avec laquelle elle s'articule et elle se porte de là sur l'extrémité dorsale de l'ilion. L'apophyse et la côte sont comprimées d'avant en arrière au niveau de leur articulation qui est par suite plus étendue de haut en bas que dans le sens antéro-postérieur. La côte sacrée continue la direction de l'apophyse de dedans en dehors et d'avant en arrière, mais en même temps elle se courbe de haut en bas de maniére à venir rejoindre l'ilion qui est limité à la moitié ventrale des flancs, et avec qui elle s'unit par juxtaposition latérale ou par simple accollement, sans articulation véritable. Ainsi est fermé l'anneau squelettique du bassin qui est maintenant complet. La partie de cet anneau comprise en dessus de la plaque pubo-ischiale n'est pas rigoureusement transversale, mais se compose de deux parties de direction opposée, convergeant l'une vers l'autre, une partie dorsale formée par l'apophyse transverse et la côte, dirigée d'avant en arrière et de haut en bas, une partie ventrale dirigée en sens inverse, l'ilion. Il faut bien retenir cette double direction pour faire les comparaisons avec le bassin des autres animaux. La direction contraire des deux moitiés de l'anneau pelvien est due à leur double origine, la moitié dorsale, côte et apophyse transverse, qui appartiennent au squelette axial, étant développée dans un myosepte et suivant naturellement la direction de celui-ci, tandis que la partie inférieure rattachée à la ceinture est moins étroitement en rapport avec le myosepte, mais occupe toute la largeur du segment dans lequel elle se développe et peut par conséquent y prendre une direction plus indépendante (voy. fig. 11).

L'ilion est toujours sous-cutané ; sur son bord cranial il reçoit les dernières fibres des muscles abdominaux, et à son extrémité inférieure, il donne attache au myosepte qui précède celui dans lequel l'anneau squelettique est développé. La côte sacrée est souvent située un peu plus profondément dans l'épaisseur de la paroi et ne se voit pas de l'extérieur, pourtant dans certains cas elle est aussi superficielle que l'ilion

et fait même quelque peu saillie à la surface. En dedans la côte sacrée est séparée du péritoine par une partie des muscles hyposomatiques de la queue qui se continuent avec ceux du tronc, et il en est de même pour la partie supérieure de l'ilion, mais à sa partie inférieure cet os est séparé de la séreuse par les muscles du membre qui s'attachent à sa face interne. Il arrive parfois que les deux moitiés dorsales de l'anneau pelvien n'appartiennent pas au même métamère, et que l'apophyse transverse et la côte sacrée d'un côté se rattachent à une vertèbre précédant ou suivant immédiatement celle qui les fournit de l'autre côté. Cette anomalie s'explique par le rôle encore peu important de l'anneau squelettique dans la fixation et dans le soutien de la plaque pelvienne qui n'a point à supporter d'efforts comparables à ceux qu'elle subit chez les autres animaux, et qui d'ailleurs est maintenue en place par une musculature des parois latéro-ventrales plus développée.

En somme ce qui distingue le bassin des Urodèles c'est la situation exclusivement ventrale de sa portion appartenant à la ceinture. En effet la plaque pelvienne comprise dans la paroi ventrale est toujours très peu concave, de sorte que sa partie symphysaire est à peu près au niveau de l'acétabulum, de plus l'ilion ne dépasse jamais du côté dorsal la moitié inférieure de l'hyposome, tandis que la moitié supérieure de l'anneau pelvien est formée par la côte sacrée et l'apophyse transverse toutes deux bien développées, contrairement à ce que nous verrons chez les autres animaux. La ceinture participe donc encore par là de celle des Poissons, développée exclusivement dans la paroi ventrale, et s'éloigne de celle des Amniotes dont l'ilion atteint toujours la colonne vertébrale. Cette disposition est en rapport avec la structure générale, c'est-à-dire avec la conservation de la métamérie musculaire et avec la forme du corps, plutôt comprimé latéralement comme chez les Poissons, qu'aplati dorsalement comme chez les Amniotes. En effet il ne faut pas oublier que lors même que le corps d'une Salamandre est moins comprimé que celui d'un Poisson et semble plus rapproché de la forme d'un Lézard, il en diffère cependant beaucoup parce que l'épisome et l'hyposome sont beaucoup moins inégaux que chez ce dernier et se rapprochent davantage l'un de l'autre, si bien que la musculature somatique agit encore surtout par des mouvements latéraux tandis que chez les Amniotes, son effort s'exerce surtout du côté dorsal au voisinage de la ligne médiane et sur la face ventrale opposée.

Ceci sera plus net encore après une courte description des muscles qui s'attachent au bassin. Ces muscles appartiennent à trois catégories différentes : 1° les muscles latéro-ventraux du tronc ; 2° ceux de la queue et 3° ceux du membre postérieur.

Muscles abdominaux.— L'anneau squelettique pelvien se développe dans l'épaisseur du dernier métamère du tronc. Sa portion dorsale est englobée dans le myosepte caudal de ce segment, ou plutôt elle fait saillie à la face antérieure de ce dernier, n'occupant qu'une partie du métamère dont le reste a gardé ses fibres musculaires qui s'attachent au bord caudal de l'anneau squelettique. Sa portion ventrale ou iliaque, plus étendue, remplit à peu près tout le métamère pelvien dont le myosepte cranial vient s'attacher à l'ilion au voisinage de la suture iliopubienne. Au-dessous de cette insertion myoseptale et en avant d'elle les fibres du pénultième myomère ne descendent pas jusque sur le bord de la plaque pelvienne qui présente d'ailleurs à ce niveau une échancrure pour le passage des muscles internes du pelvis, mais elles s'arrêtent un peu au-dessus de ce bord en formant comme une arcade, (*a. cr.* fig. 11) sous laquelle passe le muscle en question. Cette arcade présente

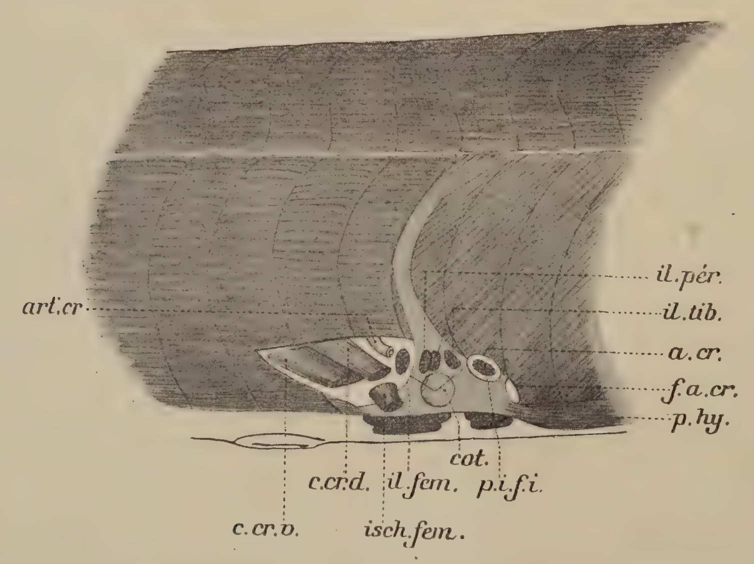


FIG. 11. — *Vue latérale du tronc d'Axolotl au niveau de la région pelvienne, le membre postérieur enlevé et ses muscles coupés.* Schéma.

a. cr., arcade crurale ; — *art. cr.*, artère crurale ; — *c. cr. d.*, muscle caudo-crural dorsal ; — *c. cr. v.*, muscle caudo-crural ventral ; — *cot.*, cotyle ; — *f. a. cr.*, fausse arcade crurale ; — *il. fém.*, ilio-fémoral ; — *il. pér.*, ilio-péronéal ; — *il. tib.*, ilio-tibial ; — *isch. fem.*, ischio-fémoral ; — *p. i. f. i.*, pubo-ischio fémoral interne ; — *p. hy.*, pubo-hyoïdien.

deux piliers, l'un caudal attaché à l'ilion, l'autre cranial fixé à l'épine pectinée et constitué par le myosepte antérieur du pénultieme myomère. Cette arcade répond jusqu'à un certain point à l'arcade crurale des Mammifères car elle s'étend de l'ilion au pubis, et elle laisse passer en dessous d'elle un muscle qui se comporte à peu près comme les

muscles psoas et iliaque. Mais elle n'est point limitée par une bande fibreuse isolable comme l'arcade des Mammifères, et elle ne donne point passage aux vaisseaux cruraux, de sorte que l'anneau qu'elle forme répond plutôt à la portion latérale de l'arcade des Mammifères comprise entre l'ilion et la bandelette ilio-pectinée. Au-delà de l'arcade crurale, en allant du côté cranial et vers la ligne médiane, les muscles de l'abdomen s'attachent au bord cranial du pubis. Huxley admettait que chez la Salamandre la dernière digitation de l'oblique externe (le dernier myomère) s'attachait à l'épine pectinée, puis que les digitations précédentes se fixaient un peu plus en dedans du bord cranial du pubis, laissant entre elles et lui un interstice qu'il comparait à l'anneau inguinal des Mammifères. Le terme inguinal est évidemment pris ici dans un sens général, il n'y a d'anneau inguinal que chez les Mammifères et il est situé cranialement à l'arcade crurale et non en arrière d'elle. Il faudrait donc appeler anneau crural l'espace décrit entre les fibres de l'oblique externe l'épine pectinée et le bord cranial du pubis. Mais l'existence même de cet interstice peut être mise en doute; en effet les fibres musculaires des obliques ne s'attachent pas directement au cartilage sur le bord cranial du pubis, mais bien à une lame fibreuse qui s'insère sur lui. Il est facile par la dissection de diviser cette lame et d'y faire une fente plus ou moins étendue que l'on pourrait prendre pour l'anneau crural, seulement si l'on réfléchit qu'il ne passe au niveau de cet interstice ni un seul muscle interne du pelvis, ni le vaisseau crural, qui sort du bassin derrière l'ilion, on voit bien qu'il n'y a pas lieu de lui considérer une existence réelle. L'arcade crurale véritable est représentée par le bord ventral du myomère prépelvien, courbé en voûte, et qui s'insère à l'ilion et à l'épine pectinée, comme il a été dit plus haut.

Muscles de la queue. — Les muscles de la queue s'attachent au bord postérieur de l'anneau pelvien, ou mieux au myosepte dans lequel ce bord est enfoui. Les fibres musculaires du premier myomère caudal, toutes longitudinales, viennent s'attacher à ce myosepte dans toute l'étendue de la côte sacrée et de la partie la plus dorsale de l'ilion. Au-dessous de cette dernière, c'est-à-dire au niveau de la partie ventrale élargie de l'ilion, il y a de nouveau un interstice permettant de passer de la face interne de la musculature somatique à sa face externe. Cet interstice, beaucoup plus développé que l'anneau crural, mérite le nom d'interstice caudo-pelvien, il est constitué de la manière suivante (fig. 11) : immédiatement en arrière du segment pelvien, dans les trois premiers myomères qui suivent ce segment, la musculature superficielle de la moitié ventrale de la queue présente une fente horizontale, sorte de

boutonnière qui divise la couche superficielle des muscles en deux parties l'une dorsale qui vient s'attacher à la côte sacrée et à la partie supérieure de l'ilion, l'autre ventrale qui s'écarte de la précédente pour venir se fixer au bord caudal de l'ischion en formant le muscle caudo-ischial. Le bord supérieur de la fente est formé par une lame fibreuse sur laquelle viennent s'implanter les myoseptes des premiers segments post-pelviens, et qui s'attache elle-même au bord caudal de l'ilion un peu au-dessus de l'acétabulum. Le bord inférieur est limité de même par une aponévrose qui sert d'attache aux fibres myotomiques situées en arrière d'elle et qui vient s'attacher à l'ischion. Ces deux lames limitent avec le bassin l'interstice caudo-pelvien par lequel passent divers organes. Immédiatement en arrière de l'ilion se trouve le muscle ilio-fémoral qui se réfléchit sur cet os à peu près comme le fait le pubo-ischio-fémoral interne sur l'échancrure ilio-pectinée. On trouve ensuite sur le bord latéral de l'ischion le muscle ischio-fémoral qui, né sur la face dorsale de l'ischion contourne le bord externe de cet os et vient s'attacher au col du fémur. Plus en arrière et dorsalement se trouvent les muscles caudo-cruraux dorsal et ventral formés par la partie centrale des muscles caudaux qui s'écarte fortement de l'axe du corps pour passer à la cuisse. Par le même interstice passe, près de l'articulation coxale, l'artère du membre postérieur (artère crurale).

Cette disposition peut se résumer d'un mot en disant que les fibres superficielles de la musculature hyposomatique de la queue se divisent au niveau du bassin en deux parties, l'une dorsale qui s'attache à la côte sacrée et à l'ilion, l'autre ventrale qui s'insère au bord caudal de l'ischion. Entre les deux passent les muscles caudo-cruraux et, plus près du bassin l'ilio-fémoral avec l'artère crurale, sur le plancher de la plaque pelvienne le muscle ischio-fémoral.

Le bassin des Urodèles est donc en fait un anneau squelettique pourvu d'un large chaton, la plaque pelvienne, qui s'intercale dans l'épaisseur de la couche musculaire de l'hyposome, à laquelle elle se substitue complètement. A son niveau aucun muscle du tronc ne persiste, ils sont tous rejetés en avant d'elle (muscles abdominaux) ou en arrière (muscles caudaux) .Cette disposition est spéciale au bassin et ne se retrouve point à la ceinture pectorale.

La substitution du squelette pelvien à la paroi musculaire de l'hyposome est limitée pour sa partie dorsale à l'étendue d'un segment ou même moins puisque sur une certaine longueur les fibres du myotome dans lequel est placée la côte sacrée persistent encore ; dans sa partie ventrale cette substitution est plus importante et la plaque pelvienne envahit la paroi musculaire sur l'étendue de deux à trois métamères.

Elle occupe toute l'épaisseur de cette paroi musculaire qu'elle remplace et elle arrive jusque sous la peau d'une part, sous le péritoine de l'autre, n'étant séparée de ces membranes que par les muscles de la racine du membre postérieur qui se sont glissés à sa surface en partant de ce dernier.

Muscles de la racine du membre postérieur. — Nous n'étudierons pas ici tous les muscles du membre postérieur, mais seulement ceux qui, s'attachant au bassin ou à la queue, sont les principaux moteurs du membre, et jouent un rôle important dans la constitution de la ceinture. Les muscles plus distaux ont, à ce point de vue, une portée beaucoup moins grande et il n'en sera parlé qu'accessoirement plus loin.

Les muscles de la racine du membre des Urodèles fournissent un premier modèle de cette musculature chez les Tétrapodes ; leur description sera faite un peu longuement parce qu'elle donne un point de départ commode pour l'étude comparative ; en effet les muscles de la cuisse des Reptiles rampants ont à peu près la même disposition et n'en diffèrent que par des traits secondaires ; d'autre part il n'est pas difficile de retrouver quels muscles ou groupes de muscles des Mammifères peuvent se rattacher à chacun d'eux. Les travaux de WILDER, de FÜRBRINGER et de PERRIN ont beaucoup éclairé l'histoire de ces muscles.

Les muscles de la racine du membre peuvent être groupés de la manière suivante : 1° muscles partant de la plaque pelvienne ; 2° muscles allant de l'ilion au membre ; 3° muscles venant de la queue.

Muscles de la plaque pelvienne. — 1° Les muscles partant de la plaque pelvienne forment deux groupes suivant qu'ils s'attachent à sa face ventrale ou cutanée ou à sa face dorsale ou péritonéale.

A la face ventrale de la plaque il y a trois muscles : deux superficiels et un profond. Le plus vaste des deux premiers s'attache à la partie médiane de la plaque pelvienne correspondant à la symphyse sur presque toute son étendue et de là se porte vers la jambe où il s'insère au tiers proximal du tibia ; c'est le muscle *pubo-ischio-tibialis* (1). C'est à la fois un fléchisseur de la jambe sur la cuisse, mais surtout, et cela est très important à cause du peu d'étendue des mouvements du genou, c'est un rétracteur de la cuisse, qui tire cette dernière du côté caudal lorsqu'elle a été préalablement portée en avant. En avant de ce muscle s'en trouve un autre, moins important, qui naît du bord cranial de la plaque pelvienne et de l'angle antéro-externe de cette plaque pour aller

(1) Pour la dénomination des muscles nous emploierons d'abord le nom latin adopté par les auteurs récents, et nous utiliserons ensuite le nom français qui en est la traduction.

s'attacher au tibia à côté du muscle précédent .C'est le muscle *pubo-tibialis* qui fléchit aussi le tibia sur le fémur, mais qui, son insertion craniale étant en avant de l'axe de la tête fémorale dans le cotyle, devient protracteur, dans certaines positions du membre, par opposi-

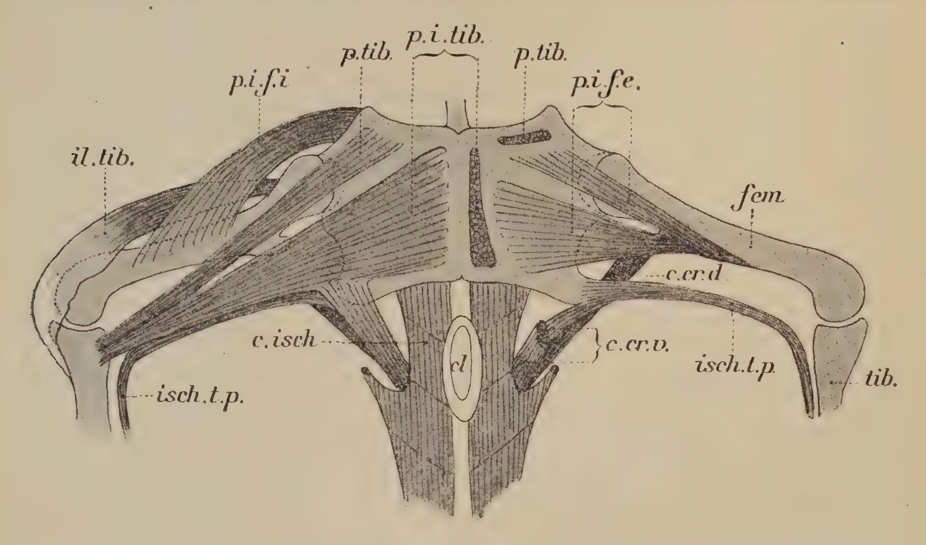


Fig. 12. — *Muscles de la racine du membre postérieur de l'Axolotl, face ventrale ; à gauche m. superficiels, à droite m. profonds* (Schéma).

c. cr. d., caudo-cruro-dorsal ; — *c. cr. v.*, caudo-cruro-ventral ; — *c. isch.*, caudo-ischial ; — *cl.*, cloaque ; — *fem.*, fémur ; — *il. tib.*, ilio-tibial ; — *isch. t. p.*, ischio-tibio-péronéal ; — *p. i. f. ex.*, pubo-ischio-fémoral externe ; — *p. i. f. i.*, pubo-ischio-fémoral interne ; — *p. i. tib.*, pubo-ischio-tibial ; — *p. tib.*, pubo-tibial ; — *tib.*, tibia.

tion au muscle précédent. Dans la station ces deux muscles contribuent puissamment à maintenir la jambe verticale en empêchant l'angle stylo-zeugopodique de s'ouvrir ou de se fermer sous l'influence du poids et de laisser le corps venir reposer sur le sol.

Le muscle profond de la face ventrale du bassin a reçu le nom de *pubo-ischio-femoralis externus*. Il est formé aussi de deux parties qui se continuent l'une dans l'autre à leur insertion sur le fémur, et c'est pourquoi on en fait un organe unique, bien que ses deux composantes puissent avoir chacune, comme dans le cas précédent, un rôle opposé. La partie caudale, la plus large, s'insère à la face ventrale de la plaque pelvienne en dehors du pubo ischio-tibial et se porte de là au trochanter saillant (trochanter interne) placé à la face ventrale du fémur lorsque celui-ci est dans la situation de marche (allure semi-rampante), tandis qu'il paraît situé sur le bord caudal du fémur lorsque le membre est devenu horizontal pour la nage ou par l'effet des contractions agoniques. Ce muscle est un rétracteur du fémur (adducteur du fémur,

Perrin). La partie craniale, moins large, s'insère en arrière du pubo-tibial et sur la ligne médiane ventrale du fémur dans la continuation du muscle précédent. Elle agit comme protractrice (fléchisseur du fémur Perrin), mais en plus de ces fonctions opposées, ces deux parties du pubo-ischio-fémoral externe ont un rôle commun extrêmement important, celui de maintenir le fémur bien horizontal dans la station en empêchant que son distum ne soit relevé par le poids du corps et que, par suite, la paroi abdominale ne vienne toucher le sol. De semblables muscles répondant à cette même fonction, sont toujours bien développés dans tous les cas où le fémur doit rester bien horizontal pendant la marche ou la station (animaux semi-rampants et rampants).

Enfin, il est un petit muscle que l'on peut aussi rattacher à la face ventrale de la plaque pelvienne, c'est l'ischio-tibio-plantaire (*ischio-flexorius* des auteurs allemands). Ce muscle, très grêle, naît de la tubérosité sciatique et se porte en suivant la face dorsale du pubo-ischio-tibial vers l'articulation du genou, en dedans de laquelle il se place, puis il se continue à la face ventrale de la jambe et passe dans l'aponévrose plantaire. Ce muscle qui est évidemment un fléchisseur de la jambe. paraît aussi surtout destiné à porter jusqu'à la face plantaire du pied son action à laquelle s'ajoute celle d'un certain nombre de fibres du caudo-crural ventral qui viennent se fusionner avec lui.

A la face dorsale de la plaque pelvienne (fig. 13), les muscles sont moins nombreux et sont représentés presque exclusivement par le *pubo-ischio-femoralis internus* qui s'insère à la symphyse pubienne et à la partie antérieure de la symphyse ischiale pour se porter en dehors, se réfléchir dans l'échancrure du pubis, et venir s'attacher à la face dorsale de la diaphyse fémorale. Ce muscle est un protracteur du fémur, en même temps qu'il relève un peu son distum et soulève ainsi le pied dans la marche. Avec lui s'attache sur cette même face du pelvis le muscle *ischio-femoralis* qui part de l'angle externe et de la face dorsale de l'ischion pour se porter en avant, en passant au-dessous de tous les muscles venus de l'ilion, et s'attacher au col du fémur. C'est un rotateur qui contribue beaucoup à produire l'horizontalité du membre dans la nage.

2° *Muscles insérés à l'ilion.* — Les muscles nés de l'ilion sont au nombre de trois, deux externes attachés à la face latérale de l'os, un interne inséré à sa face médiale.

Le premier, le plus cranial, *m. ilio-tibialis* ou ilio-extenseur naît par deux têtes rapprochées l'une de l'autre, et se porte sur la face dorsale du fémur puis forme une large aponévrose qui passe au-dessus du genou et

vient s'attacher à l'épine du tibia, c'est-à-dire à une légère saillie de la face dorsale de cet os, située immédiatement au-dessous de son plateau articulaire. L'ilio-tibial est évidemment un extenseur du tibia, il ouvre l'angle stylo-zeugopodique et se comporte dans ce mouvement comme le droit antérieur de la cuisse dans le quadriceps fémoral des Mammifères.

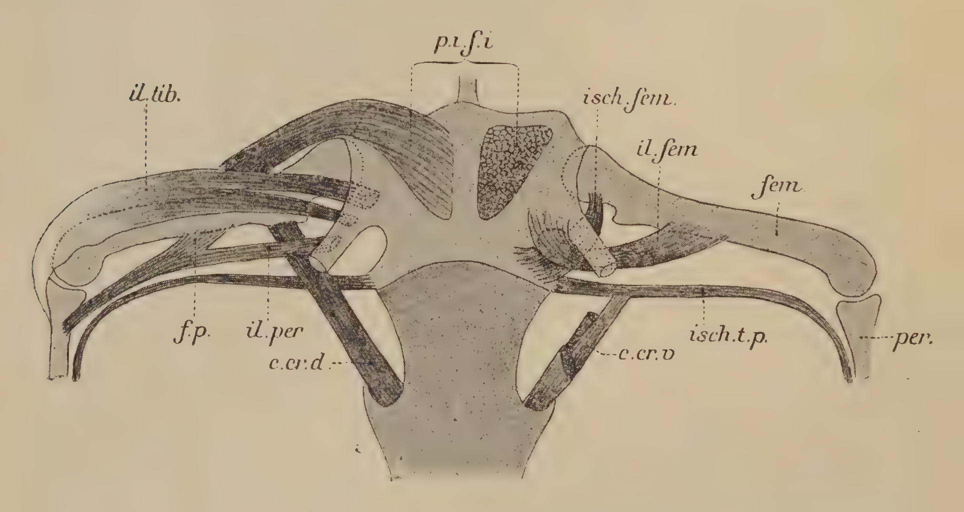


Fig. 13. — *Muscles de la racine du membre postérieur de l'Axolotl, face dorsale ; à gauche m. superficiels, à droite m. profonds* (Schéma).

c. cr. d., caudo-cruro-dorsal ; — *c. cr. v.*, caudo-cruro-ventral ; — *fem.*, fémur ; — *f. p.*, fémoro-péronéal ; — *il. fem.*, ilio-fémoral ; — *il. per.*, ilio-péronéal ; — *il. tib.*, ilio-tibial ; — *isch. fem.*, ischio-fémoral ; — *isch. t. p.*, ischio-tibio-plantaire ; — *p. i. f. i.*, pubo-ischio-fémoral interne ; — *per.*, péroné.

Tout près de l'ilio-tibial s'insère à la face latérale de l'ilion un muscle qui suit sur une certaine longueur le corps du précédent, puis s'en écarte pour se porter sur le péroné où il s'attache. C'est l'*ilio-peronealis*, qui, avant d'arriver à son tendon péronéal, reçoit un second chef musculaire venant du fémur, et qui lui a valu le nom d'*ilio-femoro-peronealis*. Pa son insertion sur le péroné et par sa tête fémorale, ce muscle ressemble évidemment au biceps fémoral de l'Homme ; son insertion iliaque semble différer à première vue de celle du biceps humain qui se fait sur l'ischion, mais cette dernière disposition est secondaire et acquise, on peut donc comparer sans crainte d'erreur l'ilio-femoro-peronealis au biceps crural des Mammifères.

Le troisième muscle iliaque est l'*ilio-femoralis* qui s'insère à la face interne ou médiale de l'ilion, en même temps qu'à la partie voisine de la plaque pelvienne d'après Perrin, et qui de là se porte en arrière du pubo-ischio-fémoral externe. C'est un rétracteur du fémur, peut-être

aussi légèrement rotateur de manière à produire l'horizontalité du membre.

Il est très remarquable que les trois muscles iliaques ne s'insèrent pas sur le bord dorsal de l'ilion comme ils le feront chez les Sauriens, mais s'attachent exclusivement à la partie inférieure de cet os, voisine de l'acétabulum. Toute la moitié supérieure de l'ilion reste en dehors des muscles de la jambe et n'a de rapports qu'avec les muscles du tronc.

3° *Muscles venant de la queue, ou caudo-cruraux.* — L'expression employée ici pour désigner ces muscles est la seule assez générale pour répondre à toutes les modalités qu'ils présentent dans les divers groupes, puisque, partant de la queue, ils se portent sur une étendue très variable du membre postérieur se limitant exclusivement au fémur dans certains cas, s'étendant au moins par quelques faisceaux jusqu'à la plante du pied dans d'autres formes. Ils sont formés par la partie centrale des myomères de la queue, c'est-à-dire par les fibres les plus profondes de ces myomères. Les fibres externes des mêmes segments s'écartent comme on l'a vu, formant une boutonnière qui laisse passer les muscles caudaux, et vont elles-mêmes s'attacher à la côte sacrée et à l'ilion d'une part, au bord postérieur de l'ischion d'autre part. Les muscles caudo-cruraux naissent sur les apophyses épineuses ventrales (os en chevrons) de la 4e et de la 5e vertèbres caudales, c'est-à-dire assez loin en arrière de l'ischion. Les trois premières caudales n'ont point d'apophyses ventrales ni par conséquent de muscles correspondants et la place de ces derniers est laissée libre pour loger le cloaque. Les muscles caudo-cruraux forment deux lames, l'une ventrale, l'autre dorsale, mais ce dernier terme n'a qu'un sens relatif au premier, car ces deux lames appartiennent exclusivement à l'hyposome.

La lame ventrale (fig. 12) vient se jeter sur le bord caudal du pubo-ischio-tibial avec lequel elle confond la plus grande partie de ses fibres. L'autre partie semble se continuer comme il a été dit dans l'ischio-tibio-plantaire. A cause de sa fusion avec le premier de ces muscles on l'appelle quelquefois le muscle caudo-pubo-ischio-tibial. Ce terme qui prête à la confusion et qui pourrait faire supposer des insertions osseuses du muscle à la plaque pelvienne doit être rejeté.

La lame dorsale se place au-dessus de la précédente puis se glisse dans l'épaisseur de la cuisse ventralement aux muscles iliaques et, contrairement à lame ventrale qui se continue dans les muscles pelvi-cruraux, elle vient s'attacher à une petite saillie du fémur, suivant immédiatement le trochanter interne et que l'on a nommée parfois trochanter externe.

Le rôle de ces muscles est facile à comprendre. Lorsque le membre est à l'appui (ou à la levée dans certains cas) et la queue fixée par ses propres muscles dorsaux, ils tirent le membre en arrière, ce sont des rétracteurs ; lorsque le membre est à l'appui et la queue libre, ils contribuent à produire des mouvements latéraux de celle-ci, et cela avec d'autant plus de puissance qu'ils abordent la queue sous un angle assez ouvert. Le muscle ventral poursuit en outre son action sur le membre jusque dans la plante du pied, par ses fibres fusionnées avec l'ischio-tibio-plantaire et a certainement à ce point de vue un rôle important.

Comparaisons. — Il est maintenant facile d'établir des comparaisons entre la musculature des Urodèles et celle des Mammifères. Le muscle pubo-ischio-tibialis répond certainement à la plus grande partie des muscles ischio-tibiaux des Mammifères (demi-membraneux, demi-tendineux, droit interne) ; sa partie la plus craniale correspond au droit interne (*gracilis*) de ces derniers, ou tout au moins à la partie la plus caudale de ce muscle. Le muscle pubo-tibialis peut être considéré soit comme la partie craniale du droit interne, soit, peut-être comme le couturier, bien que son insertion proximale soit sur le pubis et non sur l'ilion, mais de semblables déplacements d'insertions, nécessités par les conditions topographiques imposées aux muscles par l'orientation du squelette des membres et en particulier de leur plan stylo-zeugopodique s'observent fréquemment comme on le verra par la suite. On rattache parfois l'ischio-tibio-plantaire (ischio-flexorius) au groupe des ischio-tibiaux et on l'a comparé en particulier au semi-membraneux, tandis que l'on rapprochait le semi-tendineux du pubo-ischio-tibial. Les connexions qu'il offre avec le muscle caudo-crural ventral et son prolongement plantaire, ne justifient pas cette comparaison, et il vaut mieux le considérer comme un élément de la couche superficielle qui a pris des rapports spéciaux et constitue une formation particulière.

Le pubo ischio-fémoral externe répond aux muscles profonds qui, partant de la face latéro-ventrale du bassin des Mammifères, se rendent au fémur, c'est-à-dire aux différents adducteurs pubiens ou ischiatiques, et à l'obturateur externe.

Le pubo-ischio-fémoral interne qui s'attache à la plus grande partie de la face dorsale de la plaque pelvienne est un muscle puissant qui donnerait pour Wilder tous les muscles que l'on trouve sur cette face chez les animaux supérieurs, c'est-à-dire l'obturateur interne avec les deux jumeaux qui lui sont associés et le complexe du psoas et iliaque qui n'apparaît comme un muscle distinct que chez les Reptiles. Ces divers muscles se disposent chez les Mammifères en deux groupes bien diffé-

rents, l'un qui sort de la cavité pelvienne cranialement par l'échancrure ilio-pectinée, c'est le psoas-iliaque, l'autre qui abandonne le bassin en se réfléchissant sur son bord caudal, c'est l'obturateur interne auquel s'ajoutent, sur la face externe seulement de l'ischion, les deux jumeaux pelviens.

Faut il supposer que le pubo-ischio-fémoral interne donnera à lui seul ces deux groupes, ou bien que le groupe postérieur dérive de l'ischio-fémoral ? Ce n'est pas probable car ce dernier, bien que né sur la face dorsale de l'ischion passe rapidement sur son bord latéral. A cause de cela il a été souvent rattaché au groupe profond de la face ventrale, et comparé au carré crural qui en fait partie. Mais une comparaison serrée des différents muscles est encore prématurée. Il vaut mieux envisager les muscles largement et par masses. Ce faisant, il est facile de voir que l'on trouve toujours, des Urodèles aux Mammifères, des groupes de muscles naissant des parties correspondantes du bassin pour se rendre à des régions similaires du membre, et par conséquent homologues entre eux ; mais ces groupes se comportent ensuite d'une manière un peu différente chez les divers types suivant les adaptations auxquelles ils sont soumis par l'architecture même du squelette et l'orientation du plan des membres. Ainsi il est bien évident que le pubo-ischio-fémoral interne des Urodèles, qui est avant tout un protracteur du fémur comme le psoas iliaque des Mammifères et se réfléchit comme lui sur le bord cranial du bassin ne peut pas cependant se porter sur la colonne vertébrale en suivant la face interne de l'ilion comme le fait le psoas des Mammifères, car il est séparé de la colonne par une trop grande distance, et en même temps l'orientation horizontale du fémur maintient dans le plan de la plaque pelvienne tous les muscles de la racine du membre les massant exclusivement dans cette direction horizontale sans les laisser s'en écarter. Rien d'étonnant par conséquent à ce que ce muscle puisse être considéré au moins en partie comme un psoas-iliaque assujetti par la nature même du membre et de ses fonctions à rester étroitement cantonné dans la partie ventrale du bassin.

Le groupe des muscles nés de l'ilion est aussi facile à comparer aux éléments musculaires venus du même os chez les animaux supérieurs. L'ilio-tibial répond indubitablement au droit antérieur de la cuisse, et il représente seul le groupe multiple d'extenseurs à qui ce dernier appartient. En effet les trois vastes (externe, interne et moyen) qui forment avec lui le quadriceps crural des Mammifères manquent ici. Cette absence est liée au peu d'étendue des mouvements de l'articulation du genou, et notamment de son pouvoir d'extension.

L'ilio-péroneal est comparable au biceps crural comme il a été dit plus haut.

L'ilio fémoral paraît être la source des fessiers, du moins du groupe profond de ces derniers (petit et moyen), car il ne paraît pas exister chez les Urodèles de muscle fessier superficiel dont une partie des fibres va se fixer au fémur tandis que l'autre partie se porte dans l'aponévrose superficielle de la cuisse.

Les caudo-cruraux ont été unanimement comparés aux muscles pyramidaux du bassin de l'Homme. Leur éloignement du sacrum et leurs insertions à partir de la 4e vertèbre caudale seulement tiennent aux conditions topographiques créées par le grand développement de la queue dans le sens dorso-ventral et par la présence d'un cloaque large. débouchant à la face ventrale de la queue. Ces muscles ont une importance fonctionnelle considérable chez les Urodèles et chez les Reptiles, et leur atrophie chez les Mammifères est un bon exemple de l'influence de la forme, c'est-à-dire des rapports et de l'étendue réciproque des parties, sur le développement des divers organes de l'appareil locomoteur.

La caractéristique de la musculature de la racine du membre postérieur chez les Urodèles est donc le groupement très net de tous les muscles dans le plan horizontal dans lequel se tient et se meut le fémur ; la prépondérance des parties ventrales dans le bassin, c'est-à-dire l'étendue de la plaque pelvienne et la faible hauteur de l'ilion sont certainement en rapport avec ce groupement. On verra toutefois qu'un semblable arrangement des muscles, bien qu'il s'observe chaque fois que la fonction du stylopode est la même, c'est-à-dire chez tous les animaux à membres rampants ou semi-rampants, n'entraîne pas forcément une structure du bassin semblable à celle des Urodèles, et des masses musculaires horizontales très nettement prépondérantes, s'observent soit à la face ventrale du bassin (Monotrèmes), soit à sa face dorsale (Chiroptères) sans que le type Mammalien du bassin de ces animaux soit altéré.

Rapports du bassin avec le tronc et avec le cœlome. — A la suite de la description précédente, il est facile de résumer les traits essentiels de la constitution du bassin et les rapports qu'il contracte avec les parties avoisinantes. On a déjà vu que la plaque pelvienne était entièrement plongée dans la paroi hyposomatique dans laquelle elle remplace la couche musculaire. Cette confusion d'une partie du bassin et de la paroi latéro-ventrale ne s'observe que chez les Urodèles comme le montrera la suite. Partout ailleurs la plaque pelvienne se sépare toujours en partie de la paroi ventrale et il s'établit une différenciation très nette entre elle et cette paroi. La cavité viscérale se continue

chez les Urodèles sur toute l'étendue de la plaque pelvienne et se prolonge même au-delà de cette dernière, par deux culs-de-sac, droit et gauche, placés de chaque côté de l'intestin terminal et s'étendant jusque sur le tiers antérieur du cloaque. Cette disposition est la preuve évidente que la plaque pelvienne n'est rien autre qu'une portion de la couche fibro-musculaire de la paroi ventrale différenciée en un tissu squelettique pour servir de point d'appui aux muscles du membre dont les insertions sont ainsi étalées sur ses faces ventrale et dorsale. Nous verrons d'abord chez les Sauriens la plaque pelvienne se dégager en grande partie de la paroi ventrale, donnant aux muscles abdominaux une indépendance plus grande, et chez les Mammifères nous verrons un déplacement de la plaque pelvienne par rapport au cœlome en arrière de qui elle se transportera presque tout entière. Mais il est inutile d'insister ici sur ces détails, il suffit de les signaler pour attirer l'attention sur les particularités distinctives de la ceinture des Urodèles.

II. Ceinture pectorale.

La ceinture pectorale des Amphibiens, bien que pouvant servir de point de départ pour celles des autres Tétrapodes se trouve cependant dans des conditions particulières. Chez ces animaux, en effet, les côtes, réduites, ne s'engagent jamais dans les parties latérales du tronc et, à plus forte raison, n'atteignent point la pièce squelettique ventrale désignée sous le nom de sternum ; il n'y a pas de thorax. En revanche la ceinture prend par rapport aux dimensions de l'animal une ampleur inaccoutumée, en particulier chez les Anoures. Placée immédiatement en arrière de la tête, moulée sur les parties latéro-ventrales du tronc, la ceinture fournit à ce dernier un soutien et des appuis musculaires que lui donne ailleurs le thorax ; elle constitue ainsi, par une exception unique chez les Tétrapodes une *ceinture-thorax*.

Chez les Urodèles elle est constituée de chaque côté par une vaste lame, principalement cartilagineuse, divisée profondément en trois lobes, un dorsal et deux ventraux. Le lobe dorsal ou scapulaire s'étend jusque sur l'épisome qu'il recouvre plus ou moins ; les lobes ventraux sont l'un antérieur, dirigé cranialement et parallèle à son correspondant du côté opposé, c'est le procoracoïde ; l'autre postérieur, dirigé en dedans vers celui de l'autre côté, c'est le coracoïde. Le procoracoïde est généralement étroit, allongé et s'étend parfois jusque vers l'angle postérieur de la mandibule. Il reste toujours séparé de son similaire du côté opposé et ne s'unit jamais avec lui sur la ligne médiane en une symphyse. Le

coracoïde au contraire, plus large, se porte vers celui du côté opposé et dépassant quelque peu la ligne médiane se croise avec lui.

Bien distincts à leur partie périphérique, ces trois lobes se réunissent par leur partie centrale autour de la cavité glénoïde. Celle-ci est placée

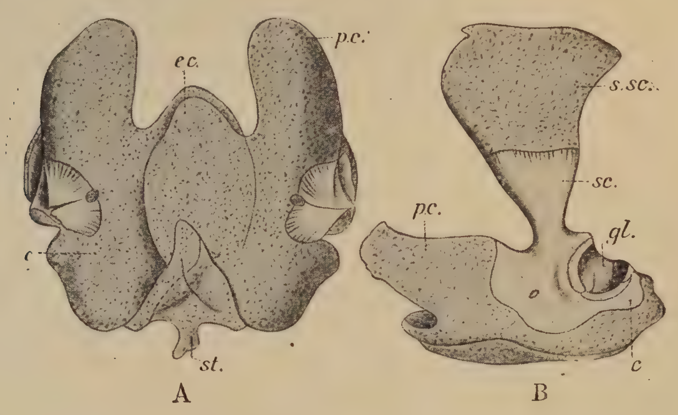


FIG. 14. — *Ceinture pectorale de Salamandre* d'après PARKER.

A, face ventrale ; — B, face latérale.

c., coracoïde ; — *ec.*, épicoracoïde ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *p. c.*, procoracoïde ; — *sc.*, scapulum ; — *s. sc.*, supra-scapulum ; — *st.*, sternum.

sur le bord caudal de la ceinture et un peu sur sa face latéro-ventrale, au point où le lobe scapulaire se continue avec les lobes ventraux. Cette position reculée de la clavité glénoïde diffère beaucoup de la position de l'acétabulum dans la plaque pelvienne. Celui-ci en effet est placé à peu près au milieu du bord latéral de la plaque pelvienne chez les Amphibiens et chez les Reptiles rampants, tandis que chez ces mêmes animaux la cavité glénoïde est beaucoup plus postérieure, et rejetée à l'extrémité caudale du bord de la plaque pectorale. Cette disposition est en rapport avec la direction principalement antéro-postérieure de l'humérus, opposée à la direction du fémur, et elle caractérise ainsi de très bonne heure l'opposition qui existe entre les deux ceintures.

Chez les larves d'Urodèles la ceinture est formée par une lame cartilagineuse parfaitement unique et continue, sauf sa lobation périphérique, et aucune des trois pièces que nous avons signalées n'est séparée de ses voisines. Mais bientôt des ossifications distinctes apparaissent et entraînent une subdivision, toujours incomplète d'ailleurs, de la plaque ostéo-cartilagineuse. La première et la plus constante de ces ossifications siège dans le pédicule du lobe dorsal, au-dessus de la cavité glénoïde et donne lieu à la formation du *scapulum*. La portion dorsale, non ossifiée, du lobe scapulaire constitue désormais le *suprascapulum* qui reste tou-

jours cartilagineux. Un autre centre d'ossification apparaît dans le lobe coracoïdien, au-dessous de la cavité glénoïde et s'étend principalement du côté dorsal où il rencontre souvent le scapulum dans la cavité glénoïde, restant séparé de lui par une ligne de suture. Cette suture s'étend du reste peu en dehors de la cavité articulaire, de sorte que le scapulum et le coracoïde ne sont que très incomplètement séparés l'un de l'autre. Parfois le point d'ossification coracoïdien manque et le coracoïde osseux est formé par le prolongement dans le sens ventral de l'ossification scapulaire, de sorte qu'il n'y a pas deux os distincts. Le procoracoïde n'a jamais de point d'ossification propre, aussi n'est-il jamais nettement séparé des autres dans sa partie qui les confine. Au-delà de la plaque osseuse, d'étendue très limitée, qui entoure la cavité glénoïde, les pièces ventrales de la ceinture restent cartilagineuses pendant toute la vie. On donne le nom d'épicoracoïde à ce bord cartilagineux plus ou moins étendu qui prolonge en dedans le coracoïde et qui va s'entrecroiser avec l'épicoracoïde de l'autre côté.

La ceinture est complétée en arrière par une mince lame cartilagineuse losangique qui remplit l'échancrure laissée entre les bords postérieurs des coracoïdes. Cette pièce est le sternum. Il faut remarquer qu'ici le sternum est très superficiel et superposé au coracoïde qu'il recouvre légèrement par ses bords antérieurs, lorsqu'on regarde l'animal par la face ventrale, contrairement au sternum des Sauriens qui est plus profond.

La ceinture des Urodèles est tout entière d'origine cartilagineuse et constitue la *ceinture primaire* à laquelle se joint le *sternum primaire* également cartilagineux. A cet ensemble s'ajouteront chez d'autres animaux des pièces d'origine membraneuse ou dermique : la clavicule qui avec l'épisternum représentent la ceinture secondaire surajoutée.

La ceinture pectorale des Anoures mérite d'attirer l'attention à cause de son grand développement et parce qu'elle réalise plus pleinement encore que celle des Urodèles le type de la ceinture-thorax. En effet, chez les Anoures, il n'y a pas plus de thorax costal que chez les Urodèles, mais la paroi musculaire de l'hyposome n'a pas gardé sa structure métamérique ni son épaisseur relative. Elle se rapproche beaucoup plus de celle des Amniotes où les muscles forment de vastes lames, non segmentées, aisément dilatables, moins résistantes, toutes choses égales d'ailleurs, que la paroi abdominale des Urodèles et où, par conséquent, la nécessité d'une charpente de soutien pour la partie antérieure de la cavité viscérale se fait encore plus sentir. Enfin la constitution de la paroi ventrale de cette ceinture sert souvent à appuyer l'idée de sa composition par

deux pièces distinctes comparables à celles que l'on trouve au bassin ; il est donc indispensable de l'examiner de plus près.

La partie dorsale de la ceinture des Anoures est formée par un scapulum surmonté d'un supra-scapulum très large et ossifié dans sa majeure partie, calcifié dans le reste de son étendue sauf à son bord dorsal qui reste cartilagineux.

La partie ventrale n'est point représentée par un coracoïde large, transversal et un précoracoïde dirigé en avant, mais par deux pièces à peu près transversales en forme de baguettes aplaties, séparées l'une de l'autre par un espace arrondi et qui se réunissent vers leur extrémité interne en formant un bord droit solidement articulé avec celui du côté opposé (Firmisterniens), ou un bord légèrement convexe qui s'entrecroise avec celui de l'autre côté (Arcifères). La pièce antérieure a reçu le nom de procoracoïde, la postérieure celui de coracoïde. Chez les animaux adultes, ces deux pièces sont osseuses dans leur majeure partie, toutefois vers leur extrémité interne la bande qui les unit entre elles et avec celles du côté opposé reste cartilagineuse ou se calcifie simplement, avec l'âge, et reçoit le nom d'épicoracoïde. L'épicoracoïde n'est point une pièce distincte, mais le simple bord interne de chaque moitié ventrale de la ceinture.

Le coracoïde et le procoracoïde sont représentés chez les larves par du cartilage. Un point d'ossification central apparaît d'abord dans le coracoïde, mais l'ossification du précoracoïde s'opère autrement et prend naissance à la surface de ce cartilage et sur son bord cranial seulement ; elle envahit ensuite peu à peu le cartilage auquel elle se substitue complètement dans certains cas, tandis que d'autres fois ce dernier persiste toujours en partie. Ce mode d'ossification rappelle si bien celui des os de membrane que l'on a regardé la pièce squelettique qui en résulte comme l'un de ces derniers et qu'on l'a comparée à la clavicule, tandis que l'on réservait le nom de procoracoïde à la lame cartilagineuse sous-jacente (Gegenbaur). Mais cette opinion a été discutée par d'autres auteurs qui jugent les données histologiques insuffisantes pour affirmer une telle différence de valeur entre les deux parties qui se succèdent en ce point, et les considèrent comme représentant bien le procoracoïde. D'autres raisons s'opposent aussi à ce que l'on regarde comme une clavicule l'os considéré. Sabatier a fait remarquer qu'il ne donnait pas insertion au muscle grand pectoral, contrairement à ce que fait partout la clavicule, et l'on peut ajouter qu'il n'a aucun rapport avec la limite craniale du cœlome, tandis que la clavicule des Amniotes siège toujours au moins en partie à cette limite. Il faut remarquer aussi que le prétendu procoracoïde des Anoures offre une situation passablement différente

de celui des Urodèles, puisque, contrairement à ce dernier, il va à la rencontre de son similaire sur la ligne médiane et s'unit avec lui au lieu de lui rester parallèle. Enfin ANTHONY et VALLOIS, se basant sur l'étude des insertions musculaires placent le procoracoïde des Anoures non pas

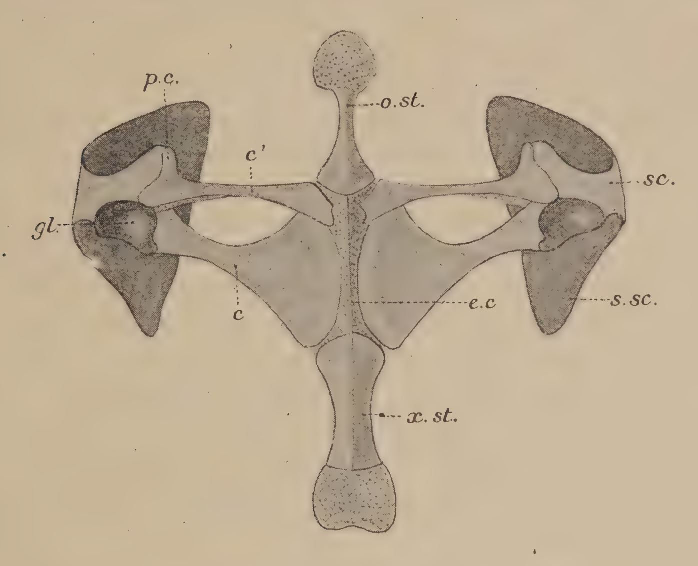


FIG. 15. — *Ceinture pectorale de Grenouille, face ventrale.*

c., coracoïde ; — *c'.*, clavicule ; — *e. c.*, épicoracoïde ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *o. st.*, omosternum ; — *p. c.*, procoracoïde ; — *sc.*, scapulum ; — *s. sc.*, suprascapulum ; — *x. st.*, xiphisternum.

dans la pièce qui a reçu ce nom, mais dans l'apophyse acromiale qui prolonge la masse coraco-scapulaire au-devant de la cavité glénoïde en se portant un peu en dedans, et ils considèrent le prétendu procoracoïde et le coracoïde comme appartenant au coracoïde seul dont ils représentent simplement deux bords épaissis, tandis que l'intervalle qui les sépare répond à une fenêtre analogue à celle que l'on trouve dans le coracoïde des Lézards.

J'accepte tout à fait leur manière de voir et je pense qu'il faut considérer la partie procoraco-coracoïdienne de la ceinture comme répondant à une plaque coracoïdienne unique, fenêtrée, tandis que le procoracoïde des Urodèles manque ou est représenté par l'acromion. Quant à la prétendue clavicule, qui est manifestement une néoformation, comme le montre son développement et sa substitution incomplète à la barre cartilagineuse sur qui elle prend naissance, on peut l'expliquer sans doute par une adaptation aux fonctions du membre antérieur. En effet, dans le saut ou dans la marche celui-ci transmet trans-

versalement à la ceinture, et en particulier à la portion craniale de celle-ci, l'effort subi et il est tout naturel que se développe à ce niveau le soutien capable de le contrebalancer.

Il résulte de tout cela que le prétendu procoracoïde des Anoures n'a rien de commun avec la formation homonyme des Urodèles et que la baguette osseuse, qui s'y rencontre, est une formation particulière aux Anoures. Une des bases sur lesquelles était fondée la conception dualiste de la partie ventrale de la ceinture s'écroule donc, et on verra plus loin que l'étude d'autres animaux conduit au même résultat.

A la plaque ventrale de la ceinture s'ajoute chez les Anoures un sternum formé de deux parties : l'une caudale qui existe chez tous, aussi bien chez les Arcifères que chez les Firmisterniens, le xiphisternum, l'autre craniale que l'on observe chez les Firmisterniens seuls, l'omosternum. Le xiphisternum est un os allongé qui s'implante, solidement, sur la ligne médiane, dans l'angle formé par les deux coracoïdes et se dirige de là en arrière, pour se terminer par un élargissement foliacé qui reste toujours à l'état cartilagineux. Le xiphisternum se développe seulement à la métamorphose et sa formation coïncide avec le déplacement, en arrière de la ceinture, de la cavité péricardique jusque-là située en avant de celle-ci. (Voy. VIALLETON, Morph. Vertébrés, p. 118).

L'omosternum fait pendant au xiphisternum sur le bord cranial de la ceinture et se dirige en avant où il vient se placer sous la gorge de l'animal. Cet os a reçu différents noms : W.-K. PARKER l'appelle omosternum et le distingue avec raison de l'épisternum des Reptiles à qui on l'a comparé. En effet, c'est un os cartilagineux et non de membrane comme l'épisternum des Reptiles, de plus il est toujours séparé du sternum vrai, représenté ici par le xiphisternum seulement, par toute la longueur de la ceinture et il n'a aucune des connexions musculaires de l'épisternum. Il ne fournit point l'attache des muscles sterno-hyoïdiens et il ne donne point non plus insertion à des fibres du grand pectoral. C'est vraisemblablement une pièce de soutien développée pour donner une insertion assez craniale à une partie des fibres du muscle coraco-radial et qui apparaît seulement lorsque le prétendu procoracoïde a une direction trop strictement transversale, c'est-à-dire est trop voisin de la cavité glénoïde pour pouvoir fournir cette attache. En effet, chez les Arcifères, où cette pièce est très oblique et porte ainsi très cranialement l'attache de ce muscle, l'omosternum ne se développe pas.

Rapports de la ceinture pectorale avec le tronc. — A première vue, ces rapports diffèrent déjà considérablement de ceux observés pour la cein-

ture pelvienne, car tandis que cette dernière reste strictement limitée à l'hyposome, la ceinture pectorale s'étend au contraire sur l'épisome qu'elle recouvre largement, le bord dorsal du suprascapulum arrivant jusqu'au voisinage de la ligne médiane dorsale. Mais de plus ses rapports avec les muscles hyposomatiques sont aussi très particuliers, pour deux raisons, d'abord parce qu'elle ne s'intercale pas dans leur épaisseur, ensuite parce que ces muscles présentent, à mesure que l'on avance vers la tête, une disposition passablement différente de celle qu'ils revêtent dans le restant du corps. En effet les muscles de l'hyposome se prolongent plus loin en avant que ceux de l'épisome, puisqu'ils vont jusqu'à la symphyse mandibulaire, tandis que ces derniers s'arrêtent bien avant celle-ci, parce que d'une part le crâne a englobé dans sa formation la partie dorsale d'un certain nombre de segments, se substituant à eux et que, d'autre part, l'appareil branchial a refoulé en arrière, ou atrophié par sa présence, la partie dorsale des segments hyposomatiques les plus antérieurs.

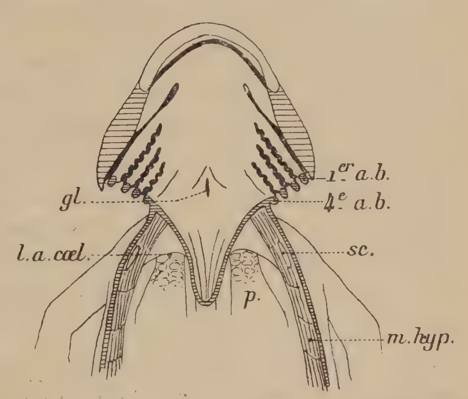


Fig. 16. — *Coupe frontale de l'extrémité céphalique d'un Axolotl pour montrer la région branchiale et la limite antérieure du cœlome.* (Schéma).

1er *a. b.*, 4e *a. b.*, premier et quatrième arcs branchiaux ; — *gl.*, glotte ; — *l. a. cœl.*, limite antérieure du cœlome ; — *m. hyp.*, muscles de l'hyposome ; — *p.*, poumon ; — *sc.*, scapulum.

Chez les Amphibiens l'expansion pharyngienne, qui donne les arcs branchiaux est courte, mais très large, et les arcs sont disposés non pas les uns en avant des autres, comme chez les Poissons, mais de dehors en dedans, le 4e arc branchial (VIe arc viscéral) se trouvant à peu près sur le même plan transversal que le premier, mais tout à fait en dedans de lui. Comme, à la métamorphose, la forme de la région branchiale change peu, les fentes se bornant à se fermer et les arcs cartilagineux à disparaître, il reste chez l'adulte un vaste cul-de-sac pharyngien latéral qui se continue avec l'œsophage par un entonnoir court, aplati de haut en bas, dont le sommet est à peu près au niveau du bord cranial de la ceinture. Ce cul-de-sac, placé immédiatement au-dessous de l'épisome, rejette sur son côté ventral tous les muscles hyposomatiques dont aucun ne passe en dessus de l'expansion branchiale comme cela se rencontre ailleurs. Ces muscles forment, de la mandibule à la queue, une bande continue qui n'est interrompue que par l'hyoïde et par la ceinture pelvienne. La cavité

viscérale se poursuit, entourée par eux, du bord cranial du cloaque au bord caudal de l'hyoïde.

Musculature. — Les muscles en rapport avec la ceinture pectorale peuvent se grouper en quatre catégories : 1° les muscles pariétaux de l'hyposome, formés directement par les myomères ; 2° les muscles fixateurs de la ceinture issus aussi des myomères mais distincts de ces derniers de très bonne heure ; 3° les muscles branchiaux ; enfin 4° les muscles de la racine du membre.

1° *Muscles pariétaux.* — Arrivés vers la région pectorale, ces muscles sont ramassés du côté ventral et semblent continuer seulement les muscles droits de l'abdomen. On a donné à cause de cela le nom de muscles pubo-hyoïdiens aux deux bandes musculaires qui s'étendent de chaque côté de la ligne médiane ventrale du pubis à l'hyoïde. Mais en réalité la partie antérieure de ces bandes musculaires, comprise entre l'appareil branchial et la ceinture, représente toute la musculature hyposomatique comme le montre son puissant développement chez les Urodèles. Elle renferme, avec l'équivalent des muscles droits, celui des muscles obliques qui forment les parois latérales du tronc. Seuls les éléments fixateurs de la ceinture, dont on parlera plus loin, empruntés à cette musculature hyposomatique ou à celle des premiers segments du tronc, si l'on en juge par leur innervation, du moins, en ont été distraits ; mais ils s'en détachent si promptement que l'on peut pour ainsi dire les mettre à part et considérer les muscles placés en dedans de la ceinture comme représentant à ce niveau toute la musculature hyposomatique, ou si l'on préfère, tous les muscles pariétaux latéro-ventraux de la région.

La ceinture est placée en dehors des muscles pariétaux qu'elle entoure sans pénétrer le moins du monde dans leur épaisseur et par conséquent sans les interrompre comme le fait la ceinture pelvienne. A cause de cela il est assez difficile, en dehors de l'innervation, de fixer une limite nette entre les muscles du tronc et ceux de la région zono-branchiale, muscles qui méritent le nom de muscles hypobranchiaux. En réalité, chez les Urodèles comme chez les Poissons, les muscles hypobranchiaux continuent en avant les muscles du tronc sans aucune interruption, car la ceinture pectorale des Poissons ne s'intercale qu'en partie dans l'épaisseur des muscles latéro-ventraux ; mais la grande étendue d'avant en arrière de la ceinture des Urodèles ne permet pas de distinguer aussi facilement la limite entre ces deux régions musculaires. Il était d'autant plus nécessaire de bien préciser la signification des muscles situés en

avant de la ceinture qu'on les a parfois désignés sous des noms prêtant à la confusion comme ceux de pubo-hyoïdiens ou de sterno-hyoïdiens qui ne peuvent s'appliquer qu'à une partie de leurs fibres et qui ne font pas ressortir du tout leur véritable nature, ni les vrais rapports que présentent certains d'entre eux avec les muscles portant le même nom chez les animaux supérieurs.

2° *Muscles fixateurs de la ceinture.* — Nous comprendrons sous ce nom un certain nombre de muscles qui s'étendent du corps à la ceinture et fixent celle-ci dans une position moyenne stable. Le rôle de ces muscles est d'autant plus important chez les Amphibiens, que la ceinture ne reçoit chez ces derniers aucun appui direct du squelette axial comme cela s'observe au contraire dans l'immense majorité des Tétrapodes.

En envisageant ces muscles là où ils sont le plus développés (Anoures), on peut les diviser en trois groupes : 1° dorso-scapulaires ; 2° latéro-scapulaires ; 3° ventro-scapulaires ; le mot scapulaire étant pris ici dans le sens de la ceinture scapulaire tout entière et non pour désigner sa partie dorsale seulement.

Les premiers qui vont des apophyses épineuses, ou de la voûte crânienne, ou encore de l'aponévrose du tronc au suprascapulum forment les muscles rhomboïdes. L'un, antérieur (*m. rhomboïdeus anterior*) va de la tête à la face profonde du suprascapulum, et s'attache à la moitié antérieure du bord dorsal de ce dernier. L'autre postérieur (*m. rhomboïdeus posterior*) s'étend des apophyses épineuses des 3e et 4e vertèbres, de l'aponévrose dorsale et de l'apophyse transverse de la 4e vertèbre à la moitié postérieure du même bord. Ces deux muscles sont antagonistes et fixent dans le sens antéro-postérieur la partie dorsale de la ceinture, ou, s'ils agissent isolément, ne lui impriment qu'un très faible déplacement, à cause de leur brièveté. Ils manquent aux Urodèles.

Les muscles du second groupe sont plus nombreux, ce sont les dentelés (*serrati*) et les releveurs de l'omoplate (*levatores scapulæ*). Chez la Grenouille les dentelés attachés aux apophyses transverses des 3e et 4e vertèbres se portent vers l'omoplate en trois faisceaux divergents, les dentelés supérieur, moyen et inférieur. Le dentelé supérieur (*m. serratus superior*) partant de la 4e apophyse transverse va s'attacher vis-à-vis du rhomboïde antérieur à qui il fait pour ainsi dire contrepoids. Le *m. serratus medius* venu de l'apophyse transverse précédente (IIIe), s'insère un peu plus bas sur le milieu de la face interne du suprascapulum. L'inférieur enfin (*m. serratus inferior*), issu des 3e et 4e apophyses, forme deux faisceaux qui s'insèrent au bord caudal du scapulum. Ces trois muscles fixent évidemment la ceinture dans le sens postéro-

antérieur, c'est-à-dire s'opposent à ce qu'elle soit poussée en avant dans les efforts du membre antérieur.

Leurs effets sont contrebalancés par ceux du rhomboïde antérieur et des releveurs de l'omoplate, au nombre de deux, insérés tous deux à la partie postérieure et à la partie ventrale du crâne, mais divergeant à

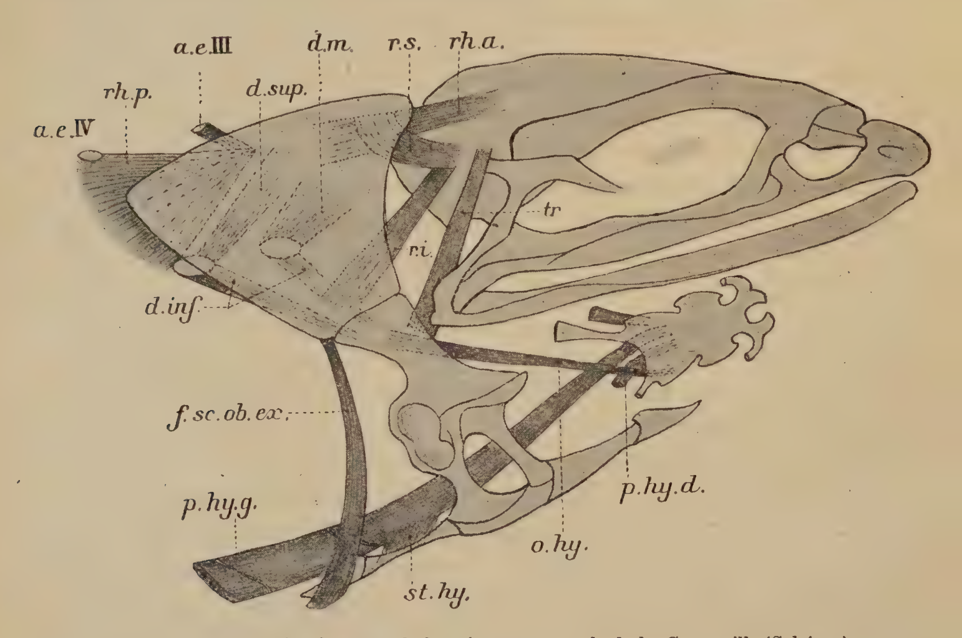


Fig. 17. — *Muscles fixateurs de la ceinture pectorale de la Grenouille* (Schéma).

a. e. III., apophyse épineux de la IIIe vertèbre dorsale ; — *a. e.* IV., apophyse épineux de la IVe vertèbre dorsale ; — *d. inf.*, dentelé inférieur ; — *d. m.*, dentelé moyen ; — *d. sup.*, dentelé supérieur ; — *f. sc. ob. ex.*, faisceau scapulaire de l'oblique externe ; — *o. hy.*, omo-hyoïdien ; — *p. hy. d.*, pubo-hyoïdien droit ; — *p. hy. g.*, pubo-hyoïdien gauche ; — *rh. a.*, rhomboïde antérieur ; — *r. i.*, releveur inférieur ; — *rh. p.*, rhomboïde postérieur ; — *r. s.*, releveur supérieur du scapulum ; — *st. hy.*, sterno-hyoïdien ; — *tr.* trapèze.

partir de ce point pour donner un *m. levator scapulæ superior*, qui s'insère au bord cranial du suprascapulum, en face du rhomboïde postérieur et du serratus superior, et un releveur inférieur qui s'attache à la partie moyenne de la face interne du suprascapulum vers la suture scapulaire un peu au-dessus du dentelé inférieur. A ces trois muscles (rh. anter. et levatores scapulæ) d'action contraire à celle du rhomboïde postérieur et des dentelés, doit être ajouté, parce qu'il partage leur fonction de fixateur dans le sens antéro-postérieur, le muscle trapèze (*m. trapezius*) allant du bord latéral du crâne au bord cranial du scapulum, mais qui fait partie du groupe branchial.

Par ce système de muscles étendus du squelette axial à la ceinture,

et opposés pour ainsi dire faisceau à faisceau, le scapulum est maintenu dans une position fixe par rapport à l'axe sagittal et ne peut être déplacé.

Les muscles ventro-scapulaires sont représentés à peu près exclusivement par des faisceaux plus ou moins distincts des muscles pubo-hyoïdiens, mais auxquels on a donné malencontreusement des noms tirés de l'anatomie humaine et qui créent des confusions fâcheuses. Ces faisceaux en effet ne sont point comme les muscles dont ils portent le nom les seuls représentants de la musculature hyposomatique dans la région où on les observe, puisqu'une grande partie de cette musculature persiste en dehors d'eux ; de plus, loin d'être comme ces muscles des moteurs exclusifs de l'appareil hyoïdien, ils ajoutent à cette fonction, qui pour eux n'est que secondaire, celle de fixateurs scapulaires qui est au contraire prépondérante. En effet, ils comprennent toujours des faisceaux antagonistes dont le rôle fixateur de la ceinture ne peut être douteux. Chez la Grenouille, où ils sont le plus différenciés, ils sont au nombre de trois : 1° un *m. sterno-hyoïdeus* formé par des fibres nées sur le xiphisternum et sur le coracoïde, qui se jettent dans le pubo-hyoïdien et se confondent avec lui pour se porter jusqu'à l'hyoïde. Ce muscle n'est évidemment qu'une faible partie des fibres les plus médiales des pubo-hyoïdiens, détournées de leur trajet et attachées à la ceinture pour fixer celle-ci, bien plutôt qu'un début de formation d'un muscle propre destiné à l'hyoïde, car le pubo-hyoïdien pourvoit largement à cette dernière fonction. L'hyoïde étant fixé, le sterno-hyoïdien fixe la ceinture d'avant en arrière ; 2° un *m. omohyoïdeus* qui se porte de la face interne du scapulum à l'os hyoïde, et qui est évidemment, avant tout, un muscle moteur de cet os, bien qu'il puisse aussi contribuer à fixer la ceinture ; c'est donc une différenciation des muscles hyposomatiques un peu plus avancée que celle donnant le sterno-hyoïdien, et qui ne se retrouvera pas d'ailleurs, avec la même importance chez les Urodèles ; 3° un faisceau né sur le bord caudal de la ceinture, à l'union du scapulum et du suprascapulum, et qui de là se porte en arrière et latéralement, suivant le bord antérieur de l'oblique externe, pour se fixer sur l'aponévrose abdominale. C'est le faisceau pectoral de l'oblique externe (*m. abdominiscapularis*, FÜRBRINGER) fixateur de la ceinture d'arrière en avant et antagoniste des deux précédents, car l'aponévrose abdominale à laquelle il s'attache, n'est pas extensible et lui fournit un bon point d'appui. L'oblique externe est placé plus profondément que ces muscles, comme l'avait bien vu DUGÈS, et naît de l'aponévrose dorsale, à la hauteur des apophyses transverses.

Chez les Urodèles, ces muscles sont moins bien séparés les uns des autres ou des pubo-hyoïdiens. Le sterno-hyoïdien, qu'il vaudrait mieux

appeler coraco-hyoïdien, car il ne s'étend pas jusqu'au sternum en arrière, mais part du coracoïde et du procoracoïde pour se confondre en avant avec les pubo-hyoïdiens, est un fixateur d'avant en arrière, l'hyoïde étant fixé. Le fixateur antagoniste est représenté par les fibres les plus postérieures du muscle *pectoro-scapularis-internus* de Fürbringer, gros muscle qui descend verticalement de la face interne du scapulum sur la gaine aponévrotique des pubo-hyoïdiens sur laquelle il s'attache en s'étalant un peu en éventail et qui renferme à la fois l'omo-hyoïdien et des éléments répondant au faisceau scapulaire de l'oblique externe. En effet, ses fibres les plus craniales, légèrement obliques d'arrière en avant et de haut en bas où elles se confondent avec celles du pubo-hyoïdien, paraissent correspondre à celles de l'omo-hyoïdien, tandis que ses fibres les plus caudales se rapportent certainement au faisceau scapulaire de l'oblique externe, bien que leur direction d'avant en arrière soit moins marquée que dans ce dernier.

3° *Muscles branchiaux.* — Ces muscles forment typiquement chez les Vertébrés une couche plus ou moins développée, étendue de la partie postérieure et latérale de la tête jusqu'à la ceinture, et recouvrant les muscles de l'épisome ou de l'hyposome qu'elle rencontre. Cette couche se divise fréquemment en deux parties : l'une dorsale, plus vaste, qui forme le trapèze ou muscle en capuchon, l'autre ventrale, moins importante, constituée par le bord inférieur de la précédente, détaché d'elle et individualisé en le sterno-mastoïdien. Chez les Amphibiens le trapèze est peu développé et le sterno-mastoïdien manque, ce qui tient sans doute au faible développement du bord cranial et ventral de la ceinture et à la faible mobilité de la tête.

4° *Muscles de la racine du membre antérieur.* — Ce groupe est formé par des lames musculaires qui se portent de la ceinture, ou des parties du tronc qui environnent cette dernière, sur le membre. Les premiers forment les muscles intrinsèques, les seconds les muscles extrinsèques.

Les muscles intrinsèques s'attachent soit à la face cutanée, soit à la face viscérale, soit enfin au bord caudal de la ceinture. Les premiers sont les plus nombreux, ce sont : 1° un dorsal scapulaire (*m. dorsalis scapulæ*) qui s'insère à la face externe du suprascapulum et du scapulum et se porte sur le côté latéral du trochanter ventral de l'humérus ; 2° les muscles coracoïdiens, comprenant le *m. procoraco-humeralis*, attaché au procoracoïde et le *m. supracoracoïdeus* né sur le coracoïde et l'épicoracoïde. Ce dernier muscle (supracoracoïdien) se subdivise souvent en trois faisceaux distincts : un superficiel *m. supracoracoïdeus super-*

ficialis et deux profonds, dont l'un a reçu le nom de *supracoracoïdeus profondus*, tandis que l'autre, situé un peu en arrière forme le *coraco-radialis proprius*. Le procoracohuméral ainsi que les supracoracoïdiens superficiel et profond se confondent près de la cavité glénoïde en un tendon qui s'attache à la partie proximale et au bord du trochanter

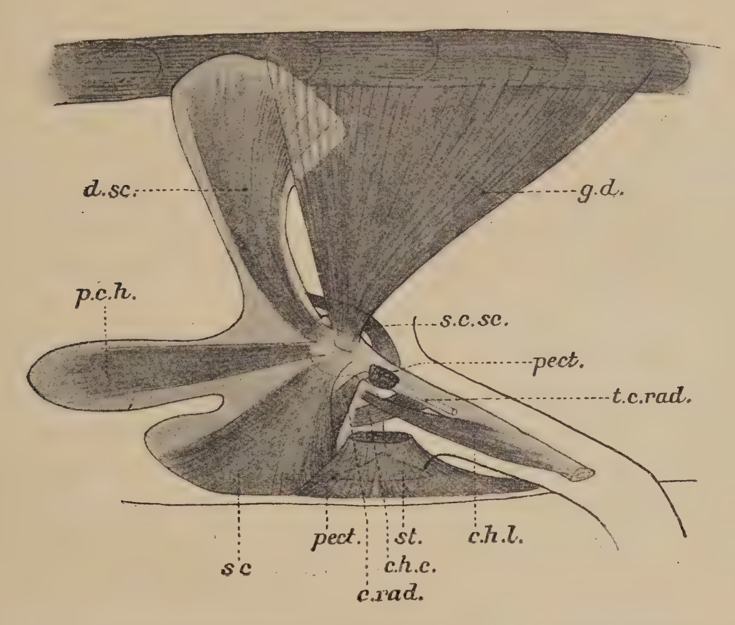


Fig. 18. — *Muscles de la racine du membre antérieur de l'Axolotl* (Schéma).

c. h. c., coraco-huméral court ; — *c. h. l.*, coraco-huméral long ; — *c. rad.*, coraco-radial ; — *d. sc.*, dorsal scapulaire ; — *g. d.*, grand dorsal ; — *p. c. h.*, pro-coraco-huméral ; — *pect.*, pectoral ; — *sc.*, supra-coracoïde ; — *s. c. sc.*, sous-coraco-scapulaire ; — *st.*, sternum ; — *t. c. rad.*, tendon du coraco-radial.

huméral ; le coraco-radial propre, parfois plus ou moins confondu à son origine avec les deux précédents, envoie toujours un tendon spécial qui, arrivé à l'humérus, se continue le long de cet os pour aller s'attacher au radius, ce qui permet de voir en lui un muscle indirect répondant à peu près au biceps brachial.

Les muscles de la face viscérale de la ceinture sont représentés par une lame musculaire s'attachant à la fois à la face interne du scapulum et à celle du coracoïde, pour se porter par un tendon unique sur le côté médial du trochanter ; c'est le *m. subcoracoscapularis*. On l'a souvent comparé à l'obturateur interne du pelvis, et il est évident qu'il a de très grands rapports avec lui, mais il ne faut pas oublier qu'il est toujours séparé de la séreuse par la masse des pubo-hyoïdiens, que par consé-

quent il est extra-somatique et non intra-somatique comme l'obturateur interne.

Les muscles nés sur le bord caudal de la ceinture comprennent : 1° les coracobrachiaux ou coraco-huméraux qui s'insèrent à la fois sur la face ventrale et le bord caudal du coracoïde pour aller s'attacher au tiers moyen de la tige de l'humérus (*m. coraco-brachialis brevis*), ou au tiers distal de cette tige (*m. coraco-brachialis longus*) ; 2° les faisceaux de l'extenseur du zeugopode répondant au triceps brachial des animaux supérieurs, mais qu'il vaut mieux, pour éviter les inexactitudes liées à l'emploi du nom, souvent impropre de triceps, désigner comme on le fait maintenant sous le nom général d'*anconaeus* ou muscle du coude. Les faisceaux zonaux de l'anconé sont au nombre de deux chez les Urodèles : un coraco-anconé fixé au bord du coracoïde en dessous de la cavité glénoïde, un scapulo-anconé inséré immédiatement au-dessus de cette cavité.

Les muscles extrinsèques se réduisent à deux : l'un ventral, le pectoral (*m. pectoralis*), l'autre dorsal, le grand dorsal (*m. latissimus dorsi*). Le pectoral chez les Urodèles ne s'attache pas à la ceinture, mais prend ses origines en dehors de celle-ci, soit sur le sternum, soit et surtout sur l'aponévrose abdominale où il forme une lame mince étalée en éventail d'avant en arrière et qui confond ses fibres médiales avec les plus superficielles de celles des droits de l'abdomen. Il s'insère d'autre part à l'humérus au voisinage du trochanter. L'absence d'insertions zonales indique que ce muscle n'a pas de rapports avec la ceinture primaire (scapulo-coracoïdienne) ; c'est un muscle sternal ou sterno-abdominal et ses fibres s'arrêtent du côté cranial là ou s'arrête le sternum lui-même. Lorsqu'elles s'étendent en avant comme elles le font chez les Sauropsidés et les Mammifères, elles s'insèrent soit à l'épisternum, soit aux clavicules qui sont des pièces de la ceinture secondaire. Il faut signaler toutefois que le pectoral a des insertions à l'épicoracoïde chez les Anoures, ce qui enlève un peu de sa rigueur à la règle ci-dessus, qui reste cependant vraie d'une manière générale. On décrit au pectoral divers faisceaux d'après leur origine.

Le grand dorsal naît, comme le pectoral, à la surface des muscles pariétaux, mais du côté dorsal, et ses fibres convergent en un faisceau qui s'attache à l'humérus. Les muscles extrinsèques sont par leur position même des rétracteurs de l'humérus, toutefois le pectoral contribue aussi par la situation ventrale de ses attaches à maintenir l'humérus dans le plan horizontal.

Tous ces muscles rappellent évidemment ceux que l'on observe à la plaque pelvienne ; les précoraco-et-coraco-huméraux répondent assez

bien au pubo-ischio-fémoral externe et, de même que l'on peut rattacher à ce dernier les ischio-fémoraux ou adducteurs, on peut considérer les coracobrachiaux comme une simple différenciation de leur masse. Comme le pubo-ischio-fémoral externe, ce sont avant tout des muscles chargés de maintenir le premier segment du membre dans le plan horizontal, en même temps qu'ils peuvent, suivant la position du distum huméral par rapport au plan transversal, servir de protracteurs ou de rétracteurs du bras. Toutefois il faut remarquer que, vu la position caudale de la cavité articulaire par rapport à la ceinture, la grande majorité de leurs fibres agissent comme protractrices, et cela va du reste avec la position du bras, qui est dirigé surtout en arrière, sans pouvoir jamais accomplir le déplacement de près de 180° dont le fémur est capable.

Une autre particularité de la musculature thoracique par rapport à la pelvienne, est le faible développement des muscles indirects partant de la ceinture pour aller au second segment du membre. En effet, vis-à-vis des ilio-tibiaux et péronéaux, des pubo et des ischio-tibiaux, nous ne voyons à la ceinture pectorale que le coraco-radial et ce n'est qu'une différenciation incomplète du supra-coracoïdien, puis les faisceaux zonaux de l'anconé. Cette réduction est évidemment liée au mode de fonctionnement du membre et à la faible étendue des mouvements de l'humérus, car les muscles indirects du membre pelvien, cités plus haut, sont justement ceux qui déterminent les plus grands déplacements du membre.

Rapports de la ceinture avec le cœlome. — Les rapports de l'extrémité antérieure du cœlome avec la ceinture pectorale sont intéressants à signaler. Du côté dorsal et jusqu'à la face ventrale du tube digestif la limite du cœlome est marquée par une ligne convexe en avant dont la saillie la plus forte correspond à peu près au milieu du scapulum (l. a, cœl., fig. 16 et 19) de sorte que la ceinture pectorale ne protège de ce côté qu'une faible partie de la cavité viscérale. Mais en dessous cette cavité s'avance beaucoup plus loin du côté cranial, où elle s'étend jusque vers la glotte. Cette partie renferme le cœur et constitue par conséquent la loge péricardique. Chez les larves cette loge est séparée du reste de la cavité viscérale par une cloison transversale (diaphragme péricardiaco-péritonéal), placée à peu près au niveau du bord antérieur du scapulum. Mais plus tard, chez les Anoures, le cœur est tiré en arrière, au moment de la métamorphose, et le diaphragme péricardiaco-péritonéal, suivant ce mouvement, s'étire en un cône à sommet postérieur qui recouvre la pointe du cœur, formant le péricarde définitif qui fait fortement saillie dans la cavité abdominale (*pér.* fig. 19). La plus grande partie de la loge

péricardique est soutenue du côté ventral par les deux baguettes transversales de la plaque coracoïdienne. De plus l'extrémité antérieure du péricarde s'étend toujours au-delà de cette dernière au-dessous du pharynx. La persistance d'une partie du cœlome en avant de la ceinture pectorale est un caractère extrêmement important qui se rencontre seulement chez les Ichthyopsidés, c'est-à-dire chez les animaux dépourvus d'un vrai cou. Nous verrons plus loin que chez les Amniotes, toujours pourvus d'un cou, les muscles hypobranchiaux sont placés absolument hors de la cavité générale, en avant du bord cranial de cette dernière.

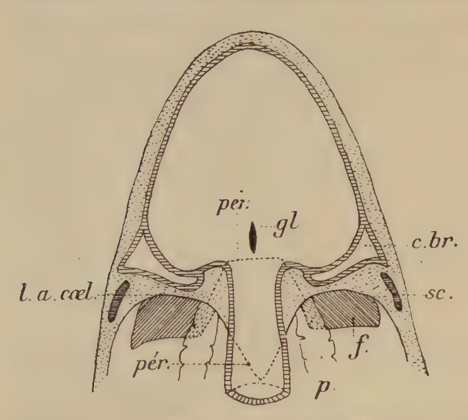


Fig. 19.— *Coupe frontale de l'extrémité céphalique de la Grenouille pour montrer la région pharyngienne et la limite antérieure du cœlome* (Schéma).

c. br., cavité branchiale ; — *f.*, foie ; — *gl.*, glotte ; — *l. a. cœl.*, limite antérieure du cœlome ; — *pér.*, péricarde ; — *p.*, poumon ; — *sc.*, scapulum.

Quoi qu'il en soit, ces observations mettent hors de doute que la ceinture scapulaire des Amphibiens entoure bien l'extrémité craniale de leur cœlome, quelque réduite que soit celle-ci chez les adultes, qu'elle lui fournit un soutien et des points d'appui pour les muscles de ses parois et qu'elle mérite tout à fait le nom de ceinture-thorax.

III. Membres

Les membres des Urodèles se rapprochent beaucoup des membres transversaux dont ils sont plus voisins que de tout autre type. Il est donc naturel de considérer à leur propos comment les membres transversaux se relient à la forme-type choisie et quelles conditions ont présidé à leur développement.

Dans tous les animaux terrestres, les membres doivent former des leviers capables de soulever le corps et de le pousser en avant. Le membre schématique horizontal choisi comme type (fig. 1) pourrait bien évidemment remplir cette fonction, car son extrémité distale étant accrochée au sol les muscles ventraux pourraient par leur contraction abaisser cette extrémité, c'est-à-dire en fait relever le corps tandis que leurs faisceaux caudaux rétractant le membre pousseraient le corps en avant. Mais ce double mouvement serait forcément très faible pour

deux raisons : 1° la force considérable exigée par la longueur du bras de levier allant de l'articulation zonale à l'extrémité du membre ; 2° la fixité de l'autopode qui, accroché au support, limiterait forcément le déplacement du corps car le membre tout entier représentant un rayon unique, son extrémité proximale et par conséquent, le corps lui-même, ne pourrait que peu s'écarter du point d'appui constitué par l'autre extrémité du rayon.

La plicature du membre à l'angle stylo-zeugopodique et la courbure compensatrice faite à l'angle zeugo-autopodique font disparaître complètement ces inconvénients. En effet, la première diminue la longueur, du bras de levier qui est ramenée à celle du stylopode et en même temps elle fait du zeugopode un pilier vertical soulevant le corps de sa propre hauteur. La seconde courbure forme de l'autopode un appui reposant assez largement sur le sol, mais en même temps facile à déplacer par le soulèvement et les mouvements de protraction ou de rétraction du distum stylopodique.

C'est ainsi que peut se créer, par les deux plicatures inverses stylo-zeugopodique et zeugo-autopodique, le membre transversal. Mais cette sorte de membre est encore très imparfaite et ne permet qu'une marche très lente, à cause du grand déplacement du stylopode qu'elle comporte, et de plus, l'écartement à angle droit du premier segment du membre qui constitue la position moyenne de ce dernier, en éloignant le plus possible du corps le point d'appui fourni par le distum stylopodique aux muscles chargés de soutenir le corps, n'est pas favorable à leur action. Aussi cette disposition ne se rencontre guère que dans des animaux vivant dans l'eau qui supporte une grande partie du poids de leur corps. Lorsque ces animaux passent à terre, leur membre antérieur, tout au moins, prend certaines dispositions se rapprochant de celles des membres rampants.

Membre antérieur. — Dans le membre antérieur des Urodèles le stylopode a la forme d'une longue phalange avec ses deux extrémités aplaties. L'extrémité proximale comprimée dans le plan transversal du corps, c'est-à-dire d'avant en arrière, de manière à former un élargissement à grand axe dorso-ventral, présente un condyle sphéroïdal terminal, et une lame, ou crête ventrale, très saillante vers le proximum et s'abaissant peu à peu vers la diaphyse de l'os. L'aplatissement n'est pas tout à fait dans le plan transversal, mais un peu oblique, de telle sorte que la crête n'est pas absolument dorso-ventrale, mais que son bord inférieur ou ventral est dirigé légèrement en avant. Cette crête sert à l'insertion des muscles venus de la ceinture, son extrémité proximale répond au

trochanter latéral des auteurs, le reste de son étendue représente la crête pectora-deltoïdienne. On décrit aussi du côté interne du trochanter latéral un trochanter médial, mais ce n'est qu'un rudiment, pas même toujours visible.

Le distum huméral également aplati, comme il l'est déjà dans le type, n'est plus, par contre, rigoureusement horizontal; son bord caudal est un peu plus bas que le cranial, comme si l'os avait été légèrement tordu sur son axe de manière à relever le bord cranial du distum. La tête articulaire pour le zeugopode est formée d'un condyle plus saillant sur la face ventrale de l'humérus que sur sa face dorsale et destiné principalement au radius. Médialement à lui se trouve une petite facette articulaire pour le cubitus. La torsion du distum huméral fait que dans le coude, le condyle, pour le radius, est situé un peu plus haut que la facette cubitale et plus sur la face ventrale de l'humérus, tandis que la trochlée cubitale est un peu plus bas, mais plus sur la face dorsale du stylopode. Les deux os de l'avant-bras viennent se placer tous deux sur cette articulation, tous deux contribuant à former la cavité articulaire qui reçoit le condyle radial, qui ainsi n'est point comme chez les Mammifères une formation destinée au seul radius et indépendante du cubitus, mais qui sert à ces deux os à la fois. En même temps que le cubitus est placé un peu plus sur la face dorsale de l'humérus, il présente un prolongement saillant qui déborde sur cette face, l'olécrane, qui va servir à l'attache des extenseurs de l'avant-bras (anconés) et qui se développera de plus en plus à partir de ce point de départ.

L'axe de l'humérus n'est point rigoureusement transversal, mais il est dirigé d'avant en arrière, le distum étant tourné caudalement et rapproché des flancs. Le distum huméral peut être protracté, mais jamais de façon à dépasser la cavité glénoïde, de sorte que l'os garde toujours une certaine obliquité en arrière. De la torsion du distum huméral amenant le relèvement de son bord cranial, et du déplacement des os du zeugopode caractérisé par le transfert partiel du radius sur la face de flexion, du cubitus sur la face d'extension de l'os du bras, il résulte que le plan du zeugopode n'est plus parasagittal comme il l'était dans le membre transversal-type, mais qu'il est oblique d'avant en arrière et de dedans en dehors, le radius occupant son bord antérieur et interne, le cubitus le bord postérieur et externe, et comme le bord cranial et le bord caudal de la main sont tous deux parallèles reposant sur un même plan, le sol, tandis que la tête du radius et celle du cubitus sont divergentes au coude, il en résulte que le plan du zeugopode envisagé dans son entier est lui-même légèrement tordu, il est presque sagittal au coude, transversal à la main.

L'autopode, qui suit passivement le zeugopode, prolonge ce dernier en conservant sa direction et son bord cranial est ainsi porté en avant et en dedans comme celui du zeugopode au lieu de rester en avant et en dehors, en un mot la main subit une légère pronation. Mais il ne faut pas oublier que la pronation est ici obtenue par un tout autre mécanisme que chez les Mammifères, il n'y a pas en effet indépendance du radius vis-à-vis du cubitus et mouvements du premier autour de ce dernier comme axe, il n'y a non plus jamais croisement des deux os.

L'autopode ne se plie point sur le zeugopode suivant la ligne articulaire qui les sépare, mais, chez les Urodèles, il continue d'abord directement le segment précédent ; c'est seulement au niveau du métapode, dans l'articulation basi-métapodiale, que se fait la flexion inverse dont il a été question plus haut.

Dans l'autopode des Urodèles le carpe présente généralement la structure typique donnée dans le modèle, c'est-à-dire une première rangée de carpiens comprenant un radial, un intermédiaire, un cubital, un os central et une seconde rangée carpienne composée de 4 os seulement, à cause du défaut du 1er rayon et dont les pièces sont numérotées 2e, 3e, 4e et 5e carpien. Ces pièces restent souvent cartilagineuses pendant toute la vie, ou bien elles se calcifient, très rarement quelques-unes d'entr'elles seulement, s'ossifient. Elles ne sont point séparées les unes des autres par des fentes articulaires bien développées, mais au contraire jointes par du tissu fibreux, comme les métacarpiens avec elles et avec les doigts, ce qui limite beaucoup leur mobilité.

Membre postérieur. — Au membre postérieur le stylopode a la même forme qu'à l'antérieur, mais ne présente pas la moindre torsion, son distum reste absolument horizontal dans la marche, et au lieu d'être tout à fait aplati, il est un peu arrondi en une voûte dont le pilier cranial est en rapport avec le tibia, le caudal avec le péroné. Le zeugopode est à peu près exactement parasagittal et la direction du genou est presque transversale ; l'axe de l'autopode n'est pas porté en avant, comme il l'est au membre antérieur et regarde directement en dehors, seule la légère divergence de ses rayons amène le premier doigt un peu en dedans, il n'y a pas de pronation.

L'autopode prolonge exactement le zeugopode, la flexion zeugo-autopodique ne se fait qu'à l'articulation tarso-métatarsienne ; le tarse est régulièrement quadrilatère, il n'y a point trace de cette obliquité que l'on observera dans le pied des rampants et qui est obtenue par une réduction du bord tibial et un allongement du bord péronéal.

Le tarse est formé suivant le mode typique et comprend un tibial,

un intermédiaire et un péronéal, un central et cinq tarsiens, car contrairement à ce que l'on observe à la main, le premier rayon est d'habitude conservé. Il est très remarquable que cette partie de l'autopode ne présente au fond aucune différence avec la partie correspondante de la main, c'est-à-dire ne montre point les fusions des diverses pièces tarsiennes de la première rangée entre elles ou avec le zeugopode, comme on le verra se produire ensuite si fréquemment dans le pied. Les articulations sont aussi peu mobiles qu'à la main (*anarthrosis syndesmotica*, Hyrtl).

Le membre postérieur reste donc ici plus près de la forme initiale que l'antérieur et l'on peut vraiment le faire dériver des simples plicatures indiquées plus haut. Il n'y a pas de torsion du plan zeugopodique. Cette torsion du reste n'était imposée au bras que par la nécessité d'amener une pronation de la main, pronation qui s'obtient aisément en tordant le distum huméral comme il a été dit. A la jambe rien de pareil n'est nécessaire parce que le pied peut agir parfaitement sans être proné comme le montre l'exemple des Lézards, qui marchent avec l'axe du pied dirigé en dehors ou même en arrière. C'est donc bien la nécessité de pronation de la main qui différencie de bonne heure le bras de la jambe et entraîne la formation d'un coude, légèrement dirigé en arrière avant même que la direction du stylopode soit devenue très nettement parasagittale inverse aux deux membres comme on le verra plus loin pour les animaux à membres dressés.

Muscles propres des membres. — Nous dirons quelques mots de ces muscles pour donner une idée sommaire de leur disposition initiale dans les Tétrapodes, et pour indiquer en même temps les principales conditions auxquelles répond cette musculature.

On a déjà vu les muscles issus des ceintures, et qui se distinguent soit en muscles directs allant de la ceinture au stylopode, soit en muscles indirects qui sautent le stylopode et atteignent le second segment du membre. Ces muscles ne sont pas parfaitement comparables aux deux membres, comme on l'a déjà vu. A partir du coude ou du genou il y a évidemment beaucoup plus de concordance entre les muscles des deux extrémités, bien qu'elle ne soit pas aussi parfaite qu'on l'imagine parfois théoriquement, comme cela se comprend bien du reste à cause des différences de fonctionnement de la main et du pied, déjà indiqués chez les Urodèles et qui ne feront que s'accentuer par la suite. Avant de décrire ces muscles rappelons qu'au bras il existe sur la face de flexion un muscle dont il n'a pas encore été parlé, c'est l'huméro-antibrachial qui prend son origine sur l'humérus et va s'insérer au radius et au cubitus près de leur tête.

Les muscles de la partie distale des membres se groupent en dorsaux placés à la face primitivement dorsale et en ventraux. Au bras de *Necturus*, qui peut servir de type, on trouve (Wilder) sur le côté dorsal un muscle dorsal de l'avant-bras qui naît du distum huméral et se divise en quatre faisceaux ; trois pour les espaces interdigitaux et un pour le bord cubital du Ve doigt. Chacun des trois premiers se termine par deux languettes, qui s'écartent l'une de l'autre et s'insèrent à la base des métacarpiens correspondants. C'est donc un muscle donnant des mouvements latéraux aux doigts. Il ne s'étend pas sur le bord radial où il est suppléé par un supinateur profond qui vient du bord cubital du carpe et s'attache au côté externe du métacarpien du premier doigt (en réalité ici le second, le premier manquant).

De chaque côté du dorsal de l'avant-bras, et un peu plus profondément se trouvent un muscle extenseur radial et un muscle extenseur cubital, qui s'attachent en haut à l'humérus, suivent les os correspondants et s'insèrent à la fois à leur distum et à la première rangée des os du carpe. Ce sont donc en même temps des extenseurs du zeugopode et du carpe.

Fig. 20. — *Muscles de la partie distale du membre antérieur de Necturus. Face dorsale*, d'après Wilder.

c. ext., court extenseur ; — *d. a. b.*, dorsal de l'avant-bras ; — *ex. cub.*, extenseur du cubital ; — *ex. rad.*, extenseur du radial ; — *i. m.*, inter-métacarpien ; — *s.*, supinateur ; — II à V., deuxième à cinquième rayons.

L'extension des doigts se fait par des muscles limités à l'autopode (contrairement à ce qui se trouve chez les animaux supérieurs) et qui consistent en quatre courts extenseurs nés sur la rangée distale du carpe et qui envoient chacun leur tendon à la base de la dernière phalange.

Les muscles du côté ventral sont plus nombreux. Il y a d'abord une aponévrose palmaire formée par la réunion de deux muscles : l'un proximal (muscle *palmaire superficiel*) né de l'humérus et qui s'épanouit à la face ventrale en formant l'aponévrose, l'autre profond (muscle *palmaire profond*, non visible dans la figure 21, venu du distum cubital et qui aborde l'aponévrose par sa face profonde. Au niveau de l'autopode

l'aponévrose palmaire se continue par quatre tendons, un pour chaque doigt, qui vont s'attacher à la dernière phalange et qui servent sans doute à la flexion des doigts. Sous l'aponévrose palmaire et de chaque côté un fléchisseur radial et un fléchisseur cubital qui se comportent exactement comme les extenseurs correspondants. Sur le bord radial du carpe et du II[e] métacarpien vient s'insérer un muscle en écharpe né du cubitus, c'est le pronateur qui s'oppose au supinateur de la face dorsale.

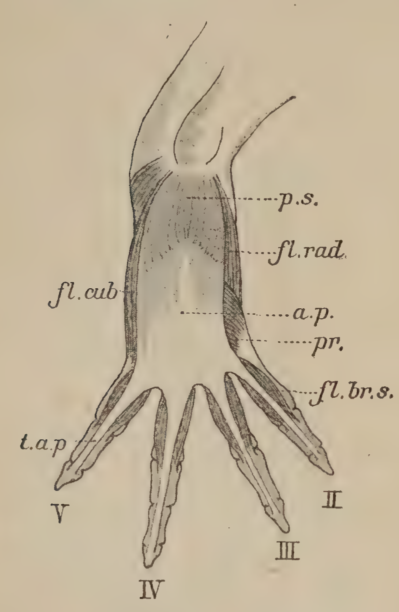


Fig. 21. — *Muscles de la partie distale du membre antérieur de Necturus. Face palmaire*, d'après Wilder.

a. p., aponévrose palmaire ;— *fl. br. s.*, fléchisseur court superficiel ; — *fl. cub.*, fléchisseur du cubital ; — *fl. rad.*, fléchisseur du radial ; — *pr.*, pronateur ; — *p. s.*, palmaire superficiel ; — *t. a. p.*, tendon de l'aponévrose palmaire ; — II à V., deuxième à cinquième rayons.

A la main, il y a deux séries de *courts fléchisseurs*, *superficiels* et *profonds*. Les premiers, au nombre de deux à chaque doigt, naissent de la rangée distale du carpe et donnent au doigt deux tendons qui s'insèrent sur l'avant dernière phalange, de chaque côté du tendon venu de l'aponévrose plantaire. Les fléchisseurs profonds (non visibles dans la figure) naissent sur le métacarpien et s'insèrent à la base de la phalange proximale.

Il y a en outre des *abducteurs* et des *adducteurs métacarpiens courts* correspondant fonctionnellement au muscle dorsal de l'avant-bras et s'attachant aux deux côtés de III et de IV et au côté externe de II de V. Plus profondément il y a trois intermétacarpiens (*i. m.* fig. 20), étendus d'un métacarpien à l'autre, en allant du bord radial au bord cubital de la main, et qui ont pour action de resserrer et de rapprocher les uns des autres les rayons de celle-ci.

Ce qui est remarquable dans ce membre primitif, c'est l'importance des adducteurs et abducteurs des doigts comparée au faible développement des extenseurs et des fléchisseurs. En effet, il y a cinq muscles abducteurs, ou adducteurs à chaque doigt : deux ventraux, deux dorsaux, un intermédiaire, et il n'y a que trois fléchisseurs, dont l'un, celui qui est formé par l'aponévrose palmaire, n'est guère que la digitation périphérique de cette aponévrose, et un seul extenseur limité d'ailleurs, comme les deux fléchisseurs restants, à la partie distale de

l'autopode. Pour WILDER cette disposition suggère la dérivation du chiridium d'un type ou les doigts (rayons de nageoires ?) demandaient à être constamment ouverts et fermés par des mouvements latéraux, précisément comme dans le cas des nageoires de maints Poissons.

Plus tard la flexion et l'extension l'emportent. Ainsi dans *Cryptobranchus* le dorsal de l'avant-bras jusqu'ici abducteur-adducteur se continue par quatre longs tendons jusqu'à la dernière phalange et devient l'extenseur commun des doigts. Du côté ventral, le palmaire superficiel et le palmaire profond forment le *long fléchisseur superficiel* et le *long fléchisseur profond.* Et dans les animaux supérieurs ce dernier donne un long fléchisseur du pouce, tandis que les fibres du fléchisseur superficiel engendrent le long palmaire.

Les tendons des courts fléchisseurs superficiels des Amphibiens forment les tendons du fléchisseur profond, tandis que leurs corps musculaires s'atrophient sauf dans I et V où ils forment chez les Mammifères les abducteurs de I et de V, les opposants des mêmes et le court fléchisseur du petit doigt. Les courts fléchisseurs profonds des Amphibiens deviennent les lombricaux, tandis que les profonds abducteurs et adducteurs avec les intermétacarpiens deviennent les interosseux palmaires et dorsaux.

Les quatre muscles ventraux et dorsaux formant les fléchisseurs et les extenseurs radiaux et cubitaux persistent, mais leurs insertions distales se confinent au carpe. L'extenseur radial du carpe se dédouble chez les Mammifères en long et court. De même le pronateur allant du proximum au distum de l'avant-bras se dédouble chez l'Homme en rond pronateur et en carré pronateur.

A la jambe on peut trouver à peu près les mêmes muscles, le fléchisseur radial du carpe est représenté par le tibial postérieur, le fléchisseur cubital par le soléaire et les jumeaux ; l'extenseur radial du carpe a pour correspondant le tibial antérieur, l'extenseur cubital les péroniers long et court. Les muscles du pied correspondent aussi assez bien à ceux de la main; nous ne poursuivrons pas cependant la description et les homologies pas à pas, parce que l'accord n'est pas fait sur toutes et que, d'ailleurs, la connaissance complète de ces faits n'est pas nécessaire au but que nous poursuivons.

L'essentiel est que les muscles se répètent en gros, de la même façon à chaque membre ; les extenseurs et les supinateurs sont toujours sur la face dorsale, les fléchisseurs et les pronateurs sur la face ventrale. Les fléchisseurs et extenseurs des doigts d'abord limités exclusivement à l'autopode (extenseur des doigts) ou représentés par un seul muscle s'étendant sur l'avant-bras (tendons fléchisseurs du palmaire superficiel),

ne tardent pas à envahir ce dernier et à former des groupes complexes dans lesquels les homologies véritables ne peuvent être poursuivies avec chance de succès que dans des groupes bien limités, soigneusement étudiés.

Cette connaissance, toute superficielle qu'elle soit de ces muscles, permet cependant de mettre en relief quelques caractères distinctifs des deux membres, déjà marqués chez les Urodèles et qui indiquent par conséquent une différence très précoce entre eux. En effet au membre postérieur, comme le remarque PERRIN, les deux os du zeugopode paraissent avoir en quelque sorte partagé leurs fonctions : l'un d'eux est plus spécialement consacré aux grands mouvements de cet article, c'est le tibia, auquel s'attachent le seul et puissant extenseur (ilio-tibial) et le plus fort des fléchisseurs venus du bassin (pubo-ischio-tibial) ; l'autre (péroné) semble plus spécialement réservé à l'attache des muscles moteurs des doigts (extenseurs et fléchisseurs).

Au membre antérieur il en est bien au fond de même, mais le radius qui répond au tibia n'est plus le principal instrument des grands mouvements de l'avant-bras, comme l'était le tibia pour la jambe ; il ne sert qu'à la flexion, les mouvements d'extension étant portés sur le cubitus qui reçoit seul les muscles anconés et qui l'emporte dans cette fonction sur le radius, l'extension de l'avant-bras jouant un rôle capital dans la marche. Cette différence de fonctionnement est en outre liée à la mobilité toujours plus grande que présente le radius vis-à-vis du cubitus, mobilité qui arrive chez l'Homme à son point extrême. En dehors de ce fait, d'ailleurs capital, et qui accuse bien les différences déjà signalées entre les deux membres, l'os caudal du zeugopode (cubitus, péroné) est au bras, comme à la jambe, la principale attache des moteurs des doigts.

BIBLIOGRAPHIE

Outre les ouvrages généraux indiqués à la page 19, consulter :

MECKEL (J.-F.).— *Traité d'Anatomie comparée*, trad. franç., t. II, 1828 (squelette) et t. V, 1829 (myologie).

DUGÈS (ANT.). — *Recherches sur l'Ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges.* Mémoires des savants étrangers à l'Acad. des Sciences, t. VI, 1834.

DUMÉRIL (A.-M.-C.) et BIBRON (G.). — *Erpétologie générale* etc., 9 volumes, Paris, 1834-1854 (Amphibiens, vol. VIII et IX).

HYRTL (J.). — *Cryptobranchus japonicus.* Schediasma anat. 1865.

HUMPHRY (G.-M.). — *The Muscles and Nerves of Cryptobranchus japonicus.* Journ. of. Anat. and Physiol., 1871.

FÜRBRINGER (M.). — *Zur vergleich. Anat. d. Schultermuskeln.* Jenaische Zeitschrift. f. Med. und naturwissensch. Bd. VII, 1873.

HOFFMANN (C.-K.). — *Amphibien* in Bronn's Klassen und Ordnungen d. Thierreiches, Leipzig, 1873-1878.

HUXLEY (TH.). — *On the Characters of the Pelvis in the Mammalia, and the Conclusions respect. the Origin of Mammals*, etc. Proceedings of the Roy. Society, vol. XXVIII, 1879 (contient une description des muscles abdominaux des Urodèles).

BREHM (A.-E.). — *Les Reptiles et les Batraciens*, trad. franç. par Sauvage, Paris, J.-B. Baillière et fils, 1885.

PERRIN (A.). — *Contribution à l'étude de la Myologie comparée.* Membre postér. des Batraciens et des Sauriens. Bullet. scientif. de la France et de la Belgique, t. XXIV, 1892.

ZITTEL (C.). — *Traité de Paléontologie.* T. III, 1893.

— *Grundzüge der Paleaontologie*, 2 Bd. Neu bearbeitet von Broili, Koken, Schlosser, 1911.

GAUPP (E.). — *Die Anatomie des Frosches* (3e édition de l'Anatomie de la Grenouille par Ecker et Wiedersheim) 1896-1914.

GADOW (H.). — *Amphibia and Reptiles.* Cambridge Natural History. Vol VIII. London, 1901.

BOULENGER (G.). — *Les Batraciens*, in Encyclopédie scientifique, Paris, 1909 (contient une riche bibliographie).

V. EGGELING (H.). — *Der Aufbau d. Skeletteile in d. freim Gliedmassen d. Wirbeltiere* (*Amphibien*), Iena, Fischer, 1911.

ANTHONY (R.) et VALLOIS (H.). — *Sur la signification des éléments ventraux de la ceinture scapulaire chez les Batraciens.* Bibliographie anatomique, t. XXIV, 1914.

VIALLETON (L.). — *Conditions morphologiques du bassin des Vertébrés tétrapodes* p. 70-113 Bullet. Acad. Sc. et Let. de Montpellier, février-avril, 1917.

— *Ceinture pectorale et thorax des Vertébrés tétrapodes*, p. 170-214. Bullet. Acad. Sc. et Let. de Montpellier, mai-juillet, 1917.

CHAPITRE III

MEMBRES ET CEINTURES DES REPTILES

Bien que l'appareil locomoteur des Reptiles présente des différences considérables dans les diverses subdivisions de ce groupe, il est bon de réunir sa description dans un seul chapitre. Cependant, pour éviter des confusions ou des obscurités, nous envisagerons à part sa constitution chez les Sauriens, les Crocodiliens et les Chéloniens, les trois grands groupes de Reptiles vivants. Ceci fait nous examinerons brièvement sa structure chez quelques Reptiles fossiles, (Dinosauriens, Ptérosauriens).

SECTION I. — SAURIENS

Les Sauriens sont des animaux rampants typiques dont les membres offrent tous les caractères qui ont été signalés plus haut pour cette forme. Comme on sait, leur ressemblance approchée avec certains Urodèles est purement extérieure et il ne serait pas besoin d'y insister, si nous ne devions appuyer sur des traits de la musculature, du squelette et de la cavité générale, qui n'ont guère été pris en considération pour les différencier de ces derniers.

La musculature des Sauriens n'a plus du tout gardé, au tronc, le caractère métamérique qu'elle conserve chez les Urodèles. Il n'y a plus de myoseptes isolant des segments très nets, et les muscles, au lieu d'avoir les attaches ligamenteuses fournies par les cloisons fibreuses métamériques, s'insèrent aux os. Au tronc la différence entre l'épisome et l'hyposome s'est beaucoup accrue, ce dernier s'étant fortement développé dans le sens transversal et formant au-dessous de l'épisome un vaste sac viscéral dont la paroi musculaire présente, avec la ceinture pelvienne, de tout autres rapports que chez les Urodèles.

Les muscles épi- et hyposomatiques ne sont point séparés par la ligne nette du myosepte horizontal, et les premiers recouvrent plus largement les seconds du côté dorsal, à cause des languettes du muscle ilio-costal qui s'écartent latéralement pour s'attacher aux côtes (H. Vallois). Sur une coupe transversale du tronc, l'hyposome ne continue point régulièrement la courbe de l'épisome, comme il le fait encore chez les

Urodèles, mais s'élargit fortement, surtout dans la portion moyenne du tronc. Aussi les côtes libres sont-elles très écartées de la ligne médiane et presque horizontales dans la majorité des Sauriens, dont le corps est aplati dorso-ventralement. Chez certains, comme les Igua-



Fig. 22. — *Squelette naturel de Varan, vu de profil, pour montrer l'aplatissement dorso-ventral du corps et l'orientation horizontale des membres.*

nes, le corps est au contraire comprimé latéralement, mais cela n'empêche pas que l'hyposome présente, par rapport à l'épisome, un contraste beaucoup plus marqué que chez les Urodèles. Au niveau du bassin l'hyposome se resserre beaucoup pour se continuer régulièrement avec la queue dont la largeur, à la base, est très grande. Dans la queue les muscles reprennent une disposition métamérique, l'épisome et l'hyposome sont égaux et sont séparés l'un de l'autre par un myosepte horizontal.

La contraction que subit l'hyposome au niveau du bassin amène une disposition curieuse de l'attache de la jambe qui est située beaucoup plus dorsalement que celle des Urodèles. En effet chez ceux-ci le bord supérieur de la cuisse est assez largement séparé du myosepte horizontal courant le long du tronc et de la queue, à cause du développement dans le sens ventral de la côte sacrée qui descend au moins jusqu'à la moitié des flancs. Dans les Sauriens au contraire, le bord dorsal de la cuisse est presque au niveau de la colonne vertébrale et du myosepte horizontal de la queue, (voir fig. 27) parce que, comme on le verra, la côte sacrée qui porte le bassin est rigoureusement horizontale au lieu de se courber ventralement.

D'autre part les Sauriens, comme tous les Amniotes, ont un véritable cou, c'est-à-dire non pas un rétrécissement plus ou moins marqué entre la tête et le tronc, mais une région anatomique distincte des autres par le fait que le cœlome n'y pénètre jamais et qu'elle forme ainsi, entre l'hyoïde et la cavité générale, un segment du corps contrastant avec les dispositions observées chez les Amphibiens où le cœlome s'étend toujours jusqu'à l'appareil hyoïdien. On trouvera plus loin quelques données plus précises sur la formation et sur la structure du cou ; pour

le moment il suffit d'avoir indiqué, comme on l'a fait aussi pour les muscles, les points les plus saillants de leurs dispositions spéciales.

I. Ceinture pelvienne.

Le bassin comprend les trois pièces typiques qui se réunissent autour de la cavité cotyloïde. L'ilion n'est plus une simple baguette osseuse n'atteignant pas la colonne vertébrale dont elle reste assez éloignée, comme chez les Urodèles. C'est une pièce importante, dirigée d'avant en arrière et de bas en haut, et qui comprend une partie cotylaire élargie, surmontée d'un col qui se continue dans une apophyse dirigée presque horizontalement en arrière et qui s'appuie sur deux larges côtes sacrées. Ces dernières partent directement du corps de la vertèbre et ne sont point portées par une apophyse transverse bien développée, comme e sont celles des Urodèles. Les côtes sacrées s'unissent par des ligaments très forts avec la partie tout à fait postérieure de l'ilion, de sorte que toute la partie ventrale du bassin est située en avant de l'articulation sacro-iliaque, le bord postérieur de l'ischion répondant à peu près à la première vertèbre sacrée. (fig. 25).

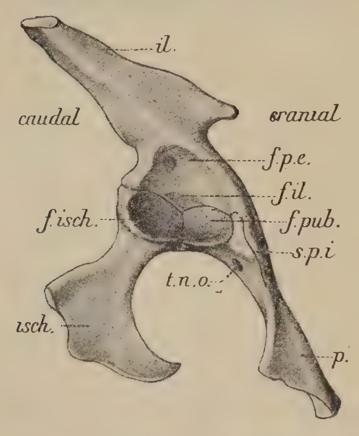


Fig. 23. — *Ceinture pelvienne de Tupinambis, face latérale.*

f. il., facette iliaque ; — *f. isch.*, facette ischiatique ; — *f. p. e.*, fosse pelvienne externe ; — *f. pub.*, facette pubienne ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *p.*, pubis ; — *s. p. i.*, suture pubo-ischiatique ; — *t. n. o.*, trou du nerf obturateur.

La portion de l'ilion située au-dessous de son col a une forme triangulaire, elle est creusée sur sa face externe d'une cavité qui se continue vers le bas avec la cavité cotyloïde et que l'on confond souvent à tort avec celle-ci. En effet la cavité cotyloïde est beaucoup plus limitée que la grande fosse située à la face externe du bassin au point de réunion des trois os, et qui mérite le nom de *fosse pelvienne externe.* (*f. p. e.* fig. 23). Cette fosse comprend deux parties bien distinctes : l'une supérieure appartenant à l'ilion et qui n'est pas articulaire, l'autre inférieure, entièrement articulaire, qui appartient principalement au pubis et à l'ischion et qui répond à la cavité cotyloïde proprement dite. Celle-ci a une forme ovale à grand axe horizontal ou un peu incliné d'arrière en avant et de haut en bas. Elle est formée par trois facettes articulaires,

revêtues de cartilage, fournies l'une par le pubis, l'autre par l'ischion, et la troisième, beaucoup plus petite, par l'ilion. Toute la partie de la fosse pelvienne située au-dessus de cette petite facette articulaire de l'ilion ne participe pas à la formation de la cavité articulaire, elle n'est point tapissée de cartilage, mais rugueuse, et percée de petits trous ; elle présente, en outre, à sa partie supérieure, une dépression marquée servant à l'attache d'un ligament pour le fémur. La distinction des deux parties de la fosse pelvienne est très facile à faire sur le frais et même sur le squelette lorsque l'attention est prévenue. Elle est capitale et il faut bien se rappeler que la portion supérieure de cette fosse n'est jamais, sur le vivant, en rapport avec la tête articulaire du fémur qui reste toujours en contact exclusivement avec la cavité articulaire, contrairement à ce qui montrent les squelettes mal montés. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce point important. Le col de l'ilion étant court et la portion dorsale de l'os étant horizontale, l'acétabulum est un peu plus rapproché de la colonne vertébrale que du plancher pelvien et la portion iliaque du bassin est assez restreinte.

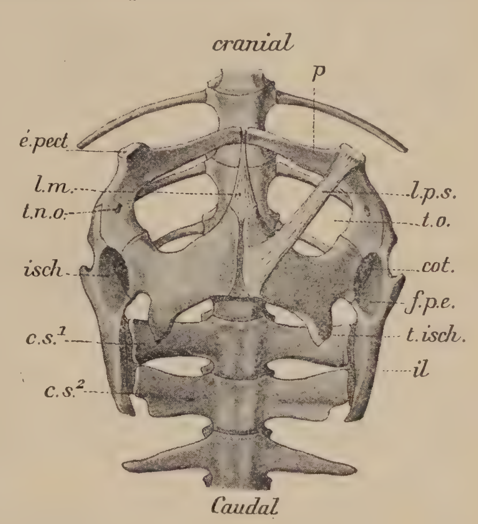


Fig. 24. — *Bassin d'Uromastix, face ventrale.*

cot., cotyle ; — *c. s.*¹, première côte sacrée ; — *c. s.*², deuxième côte sacrée ; — *é. pect.*, épine pectinée ; — *f. p. e.*, fosse pelvienne externe ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *l. m.*, ligament moyen ; — *l. p. s.*, ligament pubo-sciatique ; — *p.*, pubis ; — *t. isch.*, tubérosité ischiatique ; — *t. n. o.*, trou du nerf obturateur ; — *t. o.*, trou obturateur.

La plaque pubo-ischiale est ici remplacée par deux lames, l'une antérieure ou pubis, l'autre postérieure ou ischion, qui encerclent la cavité abdominale, et comprennent chacune deux parties : une portion descendante et une portion horizontale allant au devant de sa similaire du côté opposé pour former avec elle une symphyse (fig. 25). Les branches descendantes du pubis et de l'ischion s'écartent l'une de l'autre d'une quantité à peu près égale par rapport à une perpendiculaire descendant de l'acétabulum et dessinent comme les deux côtés d'un triangle isocèle. Cette disposition est très caractéristique du bassin des Sauriens, elle est sans doute liée à la grande étendue de l'arc décrit par le fémur dans le plan horizontal, et qui atteint près de 180°. Ces mouvements exigent en effet

que l'acétabulum corresponde à peu près au milieu de la plaque pelvienne, comme cela s'observe en réalité, bien que dans la figure 24, à cause de la perspective choisie, il semble beaucoup plus près du bord postérieur de cette plaque.

Au niveau du point où sa branche descendante passe dans sa branche horizontale, le pubis porte une apophyse saillante, l'épine latérale, qui est appelée parfois apophyse prépubienne. Cette dénomination doit être rejetée comme pouvant donner lieu à une confusion avec le prépubis qui est tout autre chose. C'est pourquoi nous appelerons cette apophyse l'*épine pectinée*. La branche horizontale du pubis est une lame dirigée en avant et en dedans et présentant deux faces : l'une qui regarde en haut, en dehors et en avant, répond à la face dorsale du plancher pelvien ; l'autre tournée en bas et en arrière fait partie de la face ventrale de ce plancher (voy. fig. 26). La symphyse pubienne se fait sous un angle variable, à sinus postérieur, assez aigu chez le Lézard, beaucoup plus large et assez voisin de deux droits, dans la plupart des autres Sauriens. Le plan de la symphyse pubienne, et du reste de toute la branche horizontale du pubis, est toujours bien au-dessus de celui de l'ischion, de sorte que l'orifice antérieur du bassin est plus étroit que son orifice postérieur (fig. 25).

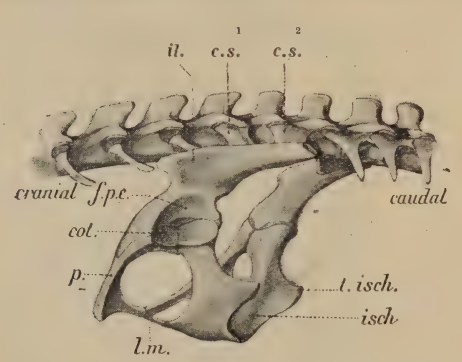


Fig. 25. — *Bassin d'Uromastix, face latérale.*

cot., cotyle ; — *c. s.*[1], première côte sacrée ; — *c. s.*[2], deuxième côte sacrée ; — *f. p. e.*, fosse pelvienne externe ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *l. m.*, ligament moyen ; — *p.*, pubis ; — *t. isch.*, tubérosité ischiatique.

L'ischion forme avec celui du côté opposé une large ceinture, concave dorsalement, et qui entoure la partie postérieure de la cavité viscérale. Le plan de cette ceinture ne coïncide pas d'ailleurs avec celui de la paroi abdominale, mais se relève en avant au-dessus de cette dernière dont il est indépendant. Seule la partie médiane du bord caudal de l'ischion est au niveau de la paroi abdominale qui s'y attache. Les deux ischions forment une large symphyse, souvent prolongée, du côté caudal, par un cartilage ou un os distinct (os cloacal). Le bord caudal de l'ischion présente une apophyse correspondant à l'épine pectinée et située comme celle-ci, au point où la branche descendante passe dans l'horizontale, c'est la tubérosité ischiatique.

Entre les deux symphyses, pubienne et ischiatique, se trouve un large

espace divisé en deux moitiés égales par un ligament sagittal étendu entre elles (*ligament moyen du pelvis*). Chacune de ces moitiés a souvent été considérée comme un trou obturateur, et cette expression peut être conservée, bien qu'elle soit fausse en un certain sens puisque le nerf obturateur ne passe pas par ce trou, mais dans un canal étroit creusé dans la branche descendante du pubis (GORSKI). Mais comme le mot trou obturateur désigne partout l'espace qui sépare le pubis de l'ischion, on peut le conserver ici.

Pour rendre le bassin des Sauriens pareil à celui des Urodèles on admet parfois qu'il suffirait d'élargir considérablement le trou nerveux qui perfore la plaque pubo-ischiale de ces derniers, ce qui séparerait nettement le pubis de l'ischion et remplacerait la plaque continue par les deux symphyses ; mais les choses ne sont pas aussi simples. D'abord la forme du bassin est un peu différente, l'acétabulum est placé plus haut que chez les Urodèles, la partie iliaque du bassin est relativement moins grande que chez ces mêmes animaux, tandis que sa partie sous-cotyloïdienne est plus développée ; mais en outre, et c'est là un fait capital, les rapports des muscles de l'abdomen avec les symphyses sont tout autres que chez les Urodèles.

D'abord la symphyse pubienne ne sert point du tout à l'insertion des muscles abdominaux, mais elle est placée dorsalement à eux. Ils passent

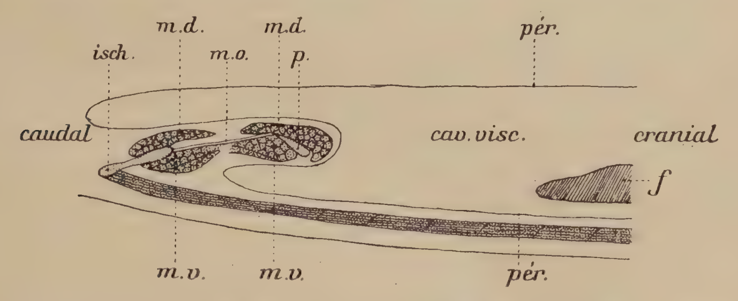


FIG. 26. — *Coupe parasagittale de la cavité abdominale d'un Lézard.* Schéma.

cav. visc., cavité viscérale ; — *isch.*, ischion ; — *f.*, foie ; — *m. d.*, muscles dorsaux de la plaque pelvienne ; — *m. o.*, membrane obturatrice ; — *m. v.*, muscles ventraux de la plaque pelvienne ; — *p.*, pubis ; — *pér.*, péritoine. Au-dessous du péritoine ventral les muscles de l'abdomen, attachés à l'ischion.

librement sur son côté ventral, sans s'y attacher (fig, 26). Les muscles abdominaux ne s'attachent même pas au bord cranial de la symphyse ischiatique comme cela devrait être si l'ischion représentait un pubo-ischion ainsi que le pensait FÜRBRINGER, mais ils glissent sur la majeure partie de la plaque ischiale pour s'insérer seulement à la partie médiane de son bord postérieur.

Il faut donc admettre que les lames osseuses représentant le plancher pelvien chez les Sauriens, c'est-à-dire les lames symphysaires, se sont libérées de la paroi abdominale au côté dorsal de laquelle elles sont maintenant placées. Seul le bord caudal de l'ischion, et dans son milieu seulement, peut être considéré comme partie intégrante de cette paroi.

Corrélativement à cette disposition une grande partie de la musculature abdominale s'attache, en arrière, à une formation nouvelle qui n'existait pas chez les Urodèles, le *ligament pubo-sciatique* (fig. 24 et 28). Ce ligament joue le rôle que remplit chez nous l'arcade crurale, mais il ne répond pas exactement à cette dernière car ses insertions sont différentes (pubo-sciatiques et non ilio-pubiennes), et de plus, à cause de son attache postérieure à l'ischion, il est amené à donner insertion à une partie des fibres du groupe des ischio-tibiaux, ce qui le distingue encore de l'arcade crurale. Le ligament pubo-sciatique se continue en arrière dans un autre ligament tendu entre l'ischion et l'extrémité caudale de l'ilion (ligament *ilio-sciatique*, fig. 28).

Il est impossible de dire comment s'est opérée la différenciation de la paroi abdominale qui a amené la séparation de la plaque pelvienne et des muscles abdominaux ; mais on peut supposer que la branche horizontale du pubis ne répond en rien au pubis des Urodèles, qu'elle est une apophyse néoformée, née sur la branche descendante du pubis, et qui s'est dirigée en dedans en restant toujours en dessus des muscles de l'abdomen et en soulevant le péritoine pour s'en recouvrir. La formation de cette apophyse a pour but de fournir des attaches aux muscles de la cuisse. Sa symphyse est liée soit à un simple allongement en rapport avec l'étendue des insertions musculaires et qui l'a conduite à rejoindre sa congénère, soit à la nécessité de former un arc-boutant antérieur à la ceinture pelvienne pour résister à la poussée du membre postérieur qui tendrait à faire basculer la ceinture en dedans et en avant, la cavité cotyloïde, point d'application de cette poussée, se trouvant en avant de l'attache de l'ilion aux côtes sacrées. Toutefois chez les animaux à symphyse pubienne très angulaire, comme les Lézards, cette fonction d'arc-boutant serait assez mal remplie, et il est très possible que, même chez les autres Reptiles, elle soit aussi très subordonnée. En tout cas la symphyse pubienne ne paraît jamais avoir chez ces animaux un rôle de soutien, d'appui ventral des deux moitiés du bassin comparable à celui qu'elle joue chez les Mammifères.

Pour l'ischion on peut admettre que son bord caudal répond bien à celui des Urodèles, puisqu'il se trouve comme lui sur le trajet des muscles pariétaux qu'il divise en abdominaux en avant et en ischio-caudaux en arrière ; mais la majeure partie de la lame horizontale de l'ischion s'est

dégagée de la paroi abdominale pour faire saillie au-dessus d'elle, laissant passer en dessous les muscles abdominaux devenus ainsi plus libres et plus indépendants. Ainsi les deux branches horizontales du pelvis ne peuvent pas être considérées comme des portions de la ceinture urodélique séparées par la formation d'un trou obturateur, mais elles doivent leur origine à un accroissement particulier, localisé, de certains points du pubis et de l'ischion, c'est-à-dire à la formation d'une apophyse transversale née de la branche descendante du pubis, et d'une lame saillante supra-pariétale, issue du bord caudal de l'ischion.

Muscles. — Les rapports du bassin avec les muscles du tronc se ressentent forcément de la disparition de la métamérie musculaire en avant de la queue. Il n'est plus possible de localiser la moitié dorsale de l'anneau pelvien dans le dernier myomère du tronc comme c'était le cas chez les Urodèles, ni de préciser sur combien de myomères il s'étend, bien que la présence de deux vertèbres sacrées articulées avec l'ilion indique que ce nombre est de deux au moins.

En dehors de ce fait nouveau qui témoigne de l'importance prise par la pièce dorsale de la ceinture, les dispositions de la musculature présentent à la fois des traits communs avec celle des Urodèles et des traits tout à fait particuliers. On a déjà vu ces derniers à propos de l'attache des muscles abdominaux à la paroi pelvienne, attache qui ne se fait aucunement sur le pubis. Du côté dorsal du bassin les différences sont moins grandes et se réduisent à une séparation plus nette de certains groupes de fibres musculaires (carré des lombes). L'oblique externe vient s'insérer comme chez les Urodèles à l'épine pectinée et forme ainsi la limite de l'anneau crural dans la partie inférieure et ventrale de ce dernier. La partie dorsale de cet anneau s'étend assez loin en arrière, ce qui tient à l'obliquité de l'ilion dans le même sens, et a pour pilier postérieur l'attache du carré des lombes à l'extrémité craniale de l'apophyse horizontale de l'ilion. De là les fibres musculaires du carré se portent en dehors et vont passer sous l'oblique externe en formant la plus grande partie du bord supérieur de l'anneau crural. Un petit triangle curviligne de tissu fibreux comble l'angle droit formé par l'entrecroisement des fibres de l'oblique externe et de celles du carré des lombes et arrondit la partie moyenne de l'anneau crural (fig. 27). Ce dernier est beaucoup plus étendu, toutes choses égales d'ailleurs, que chez les Urodèles, ce qui s'explique par l'obliquité plus grande de l'ilion et parce que la face dorsale du pubis n'est pas horizontale, mais regarde presque directement en avant, étendant beaucoup par cela même du côté cranial les attaches des muscles dorsaux de la plaque pelvienne.

Certains auteurs admettent que chez les Lézards l'oblique externe après s'être attaché à l'épine pectinée envoie en arrière et dorsalement un faisceau qui va s'attacher à l'extrémité antérieure de l'ilion, et qui par conséquent forme le bord de l'arcade crurale sur toute la longueur.

Les muscles de la queue sont disposés grossièrement à leur surface comme chez les Urodèles, mais leurs divers faisceaux sont mieux indi-

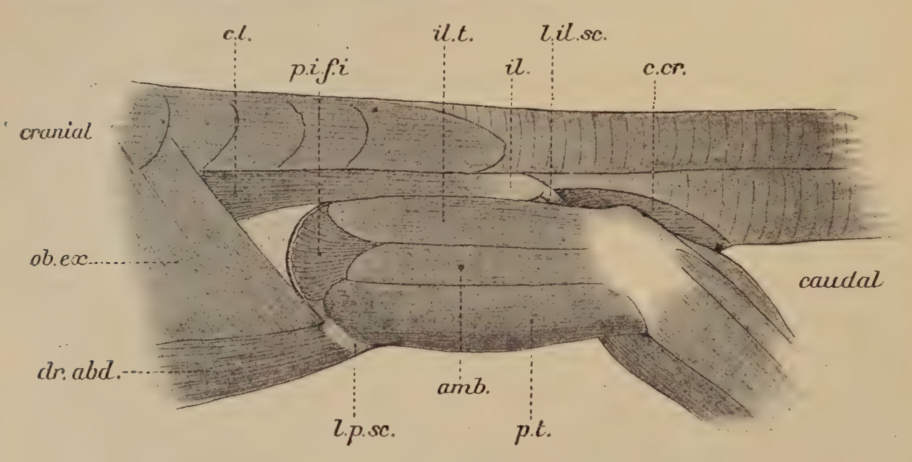


Fig. 27. — *Région pelvienne et racine du membre postérieur chez le Lézard ocellé, face latérale.* *amb.*, ambiens ; — *c. cr.*, caudo-cruraux ; — *cl.*, carré lombaire ; — *dr. abd.*, droit de l'abdomen ; — *il.*, ilion ; — *il. t.*, ilio-tibial ; — *l. il. sc.*, ligament ilio-sciatique ; — *l. p. sc.*, ligament pubo-sciatique ; — *ob. ex.*, oblique externe ; — *p. i. f. i.*, pubo-ischio-fémoral interne ; — *p. t.*, pubo-tibial.

vidualisés et la réduction de hauteur de l'hyposome signalée à propos du squelette pelvien, change aussi un peu leur aspect. Le myosepte horizontal arrivant au niveau du bord supérieur de l'ilion, il n'y a plus cette large bande musculaire formée par le premier myomère caudal et étendue sur toute la hauteur de l'anneau squelettique (côte sacrée et ilion) sans qu'il soit possible d'y reconnaître des faisceaux distincts. Mais la portion supérieure des muscles superficiels de la queue, située au-dessus des caudo-cruraux, est beaucoup plus étroite et vient se terminer sur l'ilion par une mince languette constituant le muscle *ilio-caudal*. La fente par laquelle sortent les muscles caudo-cruraux est moins étroite, si bien que son angle postérieur est fort ouvert et dessine à la surface de la queue un V très marqué. En un mot dans la moitié ventrale de la queue, comme l'indiquent les descriptions classiques, la couche des muscles superficiels entourant les muscles centraux, qui forment les caudo-cruraux, se subdivise avant d'arriver au bassin, en trois languettes : une dorsale qui va à l'ilion (*m. ilio-caudal*), une moyenne, sise en dessous des muscles caudo-cruraux, qui va à l'ischion (*m. ischio-caudal*), et une inférieure

qui se porte autour de l'orifice cloacal auquel elle donne une partie de sa musculature.

Comme chez les Urodèles il se forme en arrière de l'ilion un interstice permettant de passer de l'intérieur de la cavité somatique à l'extérieur, c'est l'interstice caudo-crural par lequel passe également l'artère principale du membre (artère fémorale).

Les muscles allant du bassin à la racine du membre ont au fond les mêmes dispositions que chez les Urodèles, mais ils se sont différenciés en faisceaux plus nombreux.

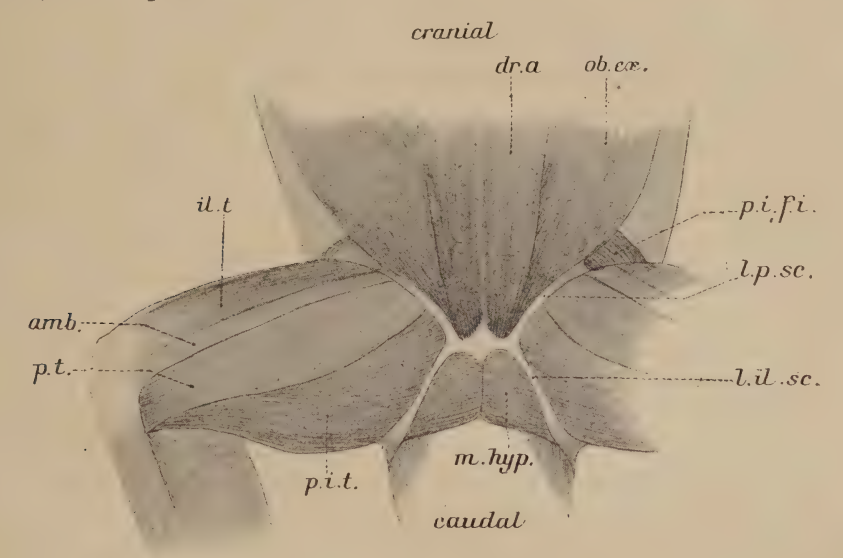


Fig. 28. — *Muscles de l'abdomen et racine du membre postérieur chez le Lézard ocellé, face ventrale.*

amb., ambiens ; — *dr. a.*, droit antérieur ; — *il. t.*, ilio-tibial ; — *l. il. sc.*, ligament ilio-sciatique ; — *l. p. sc.*, ligament pubo-sciatique ; — *m. hyp.*, muscle hypo-sciatique ; — *ob. ex.*, oblique externe ; — *p. i. f. i.*, pubo-ilio-fémoral interne ; — *p. i. t.*, pubo-ischio-tibial ; — *p. t.*, pubo-tibial.

A la face ventrale du bassin, des deux muscles superficiels, le pubo-tibial est resté le même, et forme l'*adducteur antérieur* de Perrin, tandis que le pubo-ischio tibial s'est subdivisé en plusieurs faisceaux qui constituent pour Perrin autant de muscles distincts : *adducteur moyen du tibia*, *add. postérieur du tibia*, *fléchisseur du tibia* et *fléchisseur de la jambe*. Tous ces muscles se portent de l'anneau ligamenteux péri-crural, formé par la réunion des ligaments pubo-sciatique et ilio-sciatique, au côté interne de la tête du tibia et dans le creux poplité. Ils ont presque entièrement perdu les insertions osseuses du muscle

dont ils dérivent pour s'attacher presque exclusivement à l'anneau ligamenteux péri-crural. Seul le fléchisseur de la jambe prend insertion sur l'os, sur la face ventrale de la tubérosité sciatique.

Plus profondément le pubo-ischio-fémoral externe a subi aussi quelques modifications. Sa partie la plus craniale qui, chez les Urodèles, formait simplement la portion protractrice du muscle attachée au fémur, s'étend ici jusqu'au tibia, dans le creux poplité, et constitue le *m. rotateur tibial* de Perrin. Le reste du muscle donne d'abord un *adducteur médial du fémur*, plus superficiel, qui s'attache à la symphyse ischiatique et à la crête fémorale, distalement au trochanter, puis un *fléchisseur du fémur*, plus profond, qui s'insère à la plaque horizontale du pubis et à celle de l'ischion d'une part, puis au trochanter fémoral d'autre part.

Tous ces muscles de la paroi ventrale du pelvis sont, comme ceux dont ils dérivent, protracteurs ou rétracteurs du fémur et de la jambe, et servent en même temps à maintenir horizontal le fémur.

Il y a en outre à la face ventrale du bassin chez les Sauriens un muscle particulier, qui mérite d'attirer l'attention parce que, lorsqu'il existe, il est très caractéristique des Sauropsidés et ne se trouve que chez eux. C'est le muscle nommé *ambiens* (entourant [le genou]) par Sündewall. Ce muscle (fig. 27 et 28), est représenté chez les Sauriens par un faisceau né sur la branche descendante du pubis, immédiatement en avant de l'acétabulum, et par conséquent, situé plus profondément, lorsqu'on regarde par la face ventrale, que le pubo-tibial ou adducteur antérieur du tibia (Perrin). L'ambiens va se jeter sur l'aponévrose rotulienne du côté tibial ; à cause de cela Perrin le regarde simplement comme la tête interne du quadriceps fémoral ,mais il vaut mieux le distinguer de ce muscle à qui il donnerait un second faisceau pelvien si l'on persistait à le regarder comme lui appartenant, tandis qu'il n'en possède qu'un, celui du droit antérieur (*ilio-extensorius*). Chez les Sauriens le muscle ambiens s'arrête sur l'aponévrose du genou et se comporte par conséquent vis-à-vis de celle-ci à peu près comme le muscle couturier chez les Mammifères, mais chez les Crocodiles et chez les Oiseaux qui le possèdent, son tendon passant transversalement au devant de la rotule, dans une gaine fibreuse propre, arrive sur le bord péronéal de la jambe et de là se continue chez les Crocodiles avec le muscle péronier postérieur qui passe en partie dans le gastrocnémien et par lui dans l'aponévrose plantaire, tandis que chez les Oiseaux il se fusionne avec les fibres musculaires du fléchisseur superficiel des doigts auquel il ajoute son action et aussi la traction produite sur lui par la fermeture de l'angle poplité lorsque la jambe se rapproche de la cuisse comme dans le percher au repos.

Sur la face dorsale de la plaque pelvienne la complication de l'état urodélique est beaucoup moins grande et le pubo-ischio fémoral interne se subdivise seulement en un *extenseur du fémur* qui va au trochanter, en un *rotateur direct* et un *rotateur accessoire*, qui s'attachent à la face péronéale du fémur au-dessus du trochanter.

Tous ces muscles sont essentiellement protracteurs, à cause de leur réflexion sur le bord cranial du bassin, et ils y ajoutent un pouvoir rotateur plus ou moins grand, suivant la position préalable de la jambe. Comme chez les Urodèles il y a un *ischio-fémoral.*

L'ilion donne naissance aux mêmes muscles que chez les Urodèles, mais ces muscles, loin d'être placés au voisinage même de la plaque pelvienne, et en partie attachés à cette dernière, comme l'*ilio-fémoral*, s'insèrent tous sur la crête sacrée de l'ilion, donc au sommet de ce dernier. L'*ilio-extensorius* ou *droit antérieur* se présente comme chez les Urodèles avec deux chefs séparés sur l'ilion : l'un dorsal, qui suit la face dorsale ou d'extension du fémur et vient s'attacher à l'aponévrose du genou, l'autre, situé en arrière du précédent à son attache iliaque, et qui suit son bord externe ou péronéal pour venir se continuer comme lui dans l'aponévrose du genou. A ces deux chefs s'ajoute, comme acquisition nouvelle, un large faisceau fémoral qui, né sur la face d'extension du fémur et les parties adjacentes de ses faces latérales, répond aux *m. vastes* des Mammifères, est situé sous les précédents, et vient se jeter dans la face profonde de l'aponévrose du genou. A ces trois chefs de l'ilio-extenseur Perrin en ajoute un quatrième, qu'il appelle son chef interne, et qui n'est autre chose que l'ambiens.

Les muscles caudo-cruraux n'offrent rien de particulier, sinon leur développement qui est considérable. Le supérieur ou dorsal, qui vient s'attacher à la moitié proximale de la face de flexion du fémur, envoie un tendon externe à la tête du tibia ; l'inférieur ou ventral, qui s'insère à côté du précédent sur l'os de la cuisse, se continue en partie dans le *pubo-ischio-tibial*, en partie dans le gastrocnémien, et va par lui jusqu'à l'aponévrose plantaire comme il le faisait chez les Urodèles.

Rapports du bassin avec le tronc et avec le cœlome. — Le bassin des Sauriens est beaucoup plus nettement dégagé de la musculature du tronc que chez les Urodèles, et il n'est plus en rapport avec elle que par son bord postérieur ou caudal qui forme seul la limite entre le tronc et la queue. En effet la majeure partie de la plaque pelvienne est placée au-dessus de la paroi musculaire du tronc qui passe librement au-dessus d'elle. D'autre part l'ilion, au lieu d'être contenu dans les limites d'un

métamère, les dépasse et s'étend, au niveau de son articulation sacrée, sur deux métamères.

La cavité viscérale s'étend, comme chez les Urodèles, en arrière du bassin, formant deux culs-de-sac placés de chaque côté de l'intestin terminal et assez vastes pour contenir une partie du rein. Ce prolongement du cœlome au-delà de l'ischion est un caractère réservé aux Vertébrés inférieurs et qui ne s'observe jamais chez les Mammifères. C'est un trait de structure particulier, en corrélation avec un certain nombre d'autres conditions anatomiques, et notamment : 1° avec la continuation directe et sans ressaut du tronc et de la queue qui garde tout d'abord les mêmes dimensions que ce dernier ; 2° avec la constitution de l'intestin terminal qui forme un véritable cloaque, c'est-à-dire un réservoir commun à travers lequel passent successivement et sans s'y mélanger, les produits de la digestion et ceux des glandes génitales ; 3° enfin avec la participation si large des muscles caudaux aux fonctions de la cuisse, la présence de la cavité générale à la racine de la queue rejetant forcément sur les côtés les muscles centraux de cette dernière et les amenant ainsi dans la place même qu'ils doivent occuper pour passer aisément à la cuisse.

II. Ceinture pectorale.

Chez les Sauriens on trouve un vrai thorax formé par le sternum et les côtes. Mais ce thorax ne forme pas à lui seul le squelette de l'extrémité craniale du cœlome qui provient aussi, en partie de la ceinture pectorale combinée avec le sternum et les côtes en un *zonothorax*. Voyons d'abord la constitution du thorax sterno-costal.

On compte d'habitude comme première vertèbre dorsale la première de celles dont la côte atteint le sternum, et on distingue en avant d'elle un certain nombre de vertèbres cervicales dont les côtes, tout en s'allongeant régulièrement, n'atteignent pas le sternum. En réalité ce sont bien de véritables dorsales comme le montre la présence entre leurs côtes de fibres musculaires intercostales et celle du cœlome; mais cette paroi thoracique s'atrophie presque totalement dans sa partie ventrale où elle est remplacée par la plaque coracoïdienne qui s'implante au devant du sternum. Toutefois cette plaque ne traverse pas complètement la paroi somatique comme le fait la ceinture pelvienne et elle n'atteint pas la séreuse dont elle est toujours séparée par le muscle transverse, seul reste de cette paroi, qui persiste toujours et qui exclut la ceinture du contact direct de la cavité générale.

Ces remarques permettent de diviser les vertèbres cervicales des auteurs en deux groupes : un premier comprenant l'atlas, l'axis et une ou deux vertèbres suivantes, et qui représente seul les vraies cervicales parce qu'il est seul en rapport avec le cou ; un second groupe compre-

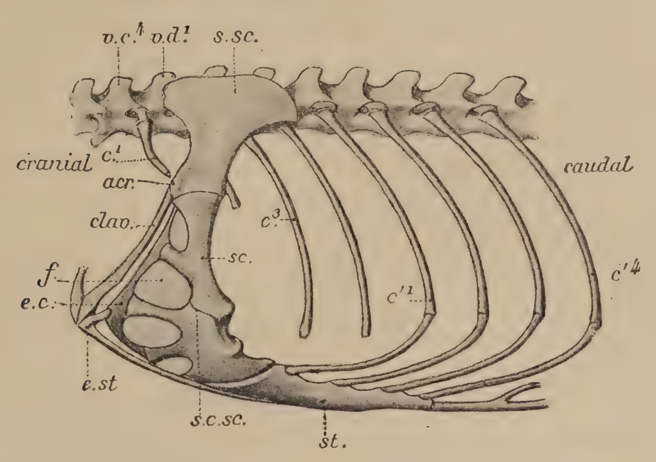


Fig. 29. — *Ceinture pectorale d'Iguane, face latérale.*

acr., acropode ; — *c.*¹ *c.*, première côte cervicale ; — *c.*³, troisième côte cervicale ; — *c'*¹., première côte sternale ; — *c'*⁴, quatrième côte sternale ; — *clav.*, clavicule ; — *e. c.*, épi-coracoïde ; — *e. st.*, épine sternale ; — *f.*, fenêtre ; — *sc.*, scapulum ; — *s. c. sc.*, suture coraco-scapulaire ; — *s. sc.*, supra-scapulum ; — *st.*, sternum ; — *v. c.*⁴, quatrième vertèbre cervicale ; — *v. d.*¹, première vertèbre dorsale.

nant les vertèbres suivantes, qui sont toutes en arrière du cou, toutes en rapport avec la cavité viscérale et méritent toutes le nom de vertèbres dorsales. Les trois ou les quatre premières de ces vertèbres dorsales portent des côtes qui s'allongent graduellement, de la première aux suivantes, mais qui n'atteignent pas le sternum.

La première côte est située un peu en avant du suprascapulum, elle forme la partie dorsale de l'orifice antérieur du thorax dont la partie ventrale est constituée par les clavicules. La seconde, un peu plus longue, est cachée par le scapulum lorsqu'on regarde le squelette de profil. La troisième et la quatrième lorsque celle-ci est libre, comme chez l'Iguane, s'étendent sur toute la partie latérale du corps, jusqu'auprès de la face ventrale où elles s'arrêtent à quelque distance du bord du sternum. Seule leur attache aux vertèbres est cachée par le suprascapulum, tout le reste de leur étendue est bien visible et constitue manifestement, avec les côtes suivantes, la paroi latérale du thorax.

Le sternum est une large plaque rhomboïdale présentant parfois une fenêtre allongée d'avant en arrière, de chaque côté de la ligne médiane

(fig. 32). Ses bords antérieurs droit et gauche sont creusés chacun d'une rainure dans laquelle s'engage le bord du coracoïde et de l'épicoracoïde. Ses bords postérieurs portent autant de festons rentrants qu'il y a de côtes sternales, chacune de celles-ci s'insérant sur une saillie placée entre deux festons consécutifs. A leur extrémité caudale ces bords se prolongent chacun par une tige antéro-postérieure plus ou moins allongée qui sert d'insertion à deux côtes. Le nombre des côtes sternales varie de deux à quatre, sans parler de celles portées par la tige dont il vient d'être question. La pointe craniale du sternum se trouve à peu près sur une ligne transversale passant par les deux cavités glénoïdes. Tout ce qui est en avant de cette ligne jusqu'aux clavicules est formé par la ceinture pectorale proprement dite.

Cette ceinture comprend une pièce dorsale, le scapulum-suprascapulum, et une large pièce ventrale fenêtrée, la plaque coracoïdienne, à laquelle s'ajoutent en avant les clavicules, en dessous l'épisternum. Fortement engrenée avec le sternum, elle se place en avant de ce dernier de manière à compléter latéralement et en dessous les parties osseuses de la cage thoracique manquant par suite de l'arrêt de développement des premières côtes. En effet, le scapulum remplace dans la partie latérale de cette cage la deuxième côte qui ne s'étend pas assez loin vers le bas, et la plaque coracoïdienne, continuant le sternum, achève la fermeture du thorax ventralement. Il faut retenir toutefois que la ceinture ne remplace jamais totalement la paroi thoracique dans toute son épaisseur parce que cette dernière est toujours représentée, là où les formations osseuses font défaut, par le muscle transverse.

Ce rapport entre la régression de la partie ventrale des côtes et la présence du coracoïde avait déjà été signalé par CUVIER, lorsqu'il disait, à propos du Crocodile il est vrai, mais cela s'applique tout aussi bien aux Sauriens, que les côtes cervicales longues « ne vont pas jusqu'au sternum parce que, à l'endroit où elles pourraient s'y rendre, s'attache le coracoïdien ». (Anat. comp., 2e édit., t. I, p. 262).

Le suprascapulum, concave du côté viscéral, se moule sur la partie dorsale du tronc, se prolongeant plus ou moins en arrière. Il est simplement calcifié et présente sur son bord cranial, au point où il s'articule avec le scapulum, une petite saillie pour l'insertion de la clavicule et que l'on appelle acromion. Il est bien évident que celui-ci n'est pas absolument comparable à l'acromion des Mammifères dont certaines connexions sont tout à fait différentes des siennes.

Le scapulum continue le précédent ; du côté ventral, il est beaucoup plus étroit et se rétrécit de plus en plus au fur et à mesure que l'on approche de la cavité glénoïde ; toutefois, même au niveau de celle-ci, il

est encore aplati, assez développé d'avant en arrière, et loin de se limiter à former seulement la partie dorsale de la cavité glénoïde, il se prolonge en avant de cette dernière, se continuant avec le coracoïde en dessous (*s.c. sc.* fig. 29). Pendant lavie, son bord cranial se continue dans une membrane fibreuse tendue entre lui et le prolongement latéro-dorsal de l'épicoracoïde. Lorsque cette membrane a disparu, elle laisse à sa place une fenêtre scapulaire. Chez beaucoup de Sauriens la baguette osseuse qui limite cette fenêtre du côté ventral est placée au-dessous de la suture scapulo-coracoïdienne. On peut donc la rattacher au coracoïde. Mais chez l'Iguane où le scapulum est plus allongé — à cause de l'aplatissement latéral du corps qui contraste vivement avec son aplatissement dorso-ventral que l'on observe chez tant d'autres Sauriens — il présente au devant de lui non pas une seule mais deux fenêtres, séparées l'une de l'autre par une baguette osseuse évidemment scapulaire et à qui W. K. PARKER donne le nom de *mésoscapulum.*

Cette disposition change beaucoup la physionomie que l'on est habitué à donner au scapulum et lui enlève le caractère de rayon osseux phalangiforme qu'on lui attribue souvent. En réalité le scapulum (fig. 29) est une lame ostéofibreuse triangulaire, placée dans la portion moyenne de la face latérale du squelette zono-thoracique, et dont le sommet, tronqué, est représenté par la suture scapulo-suprascapulaire, tandis que sa base se poursuit dans la lame fibreuse coracoïdienne, sans limites distinctes, sauf au niveau de la suture osseuse coraco-scapulaire. Le bord cranial de ce triangle est formé par une bande de tissu calcifié qui limite en avant les fenêtres et se comporte vis-à-vis du scapulum comme l'épicoracoïde vis-à-vis du coracoïde, mais qui est beaucoup moins développé que l'épicoracoïde.

La plaque coracoïdienne qui continue en dessous le scapulum présente chez l'Iguane trois fenêtres, dont la plus dorsale est placée au-dessous du mésoscapulum et appartient au moins pour moitié au scapulum. Le rayon osseux qui sépare cette fenêtre de la suivante et qui est par suite le plus antérieur des rayons coracoïdiens est appelé par W. K. PARKER procoracoïde, tandis que cet auteur nomme mésocoracoïde le rayon suivant et métacoracoïde le corps même du coracoïde, articulé avec le sternum. Cette nomenclature a l'avantage de dénommer d'une manière précise des parties faciles à reconnaître, mais elle a l'inconvénient de leur donner une individualité qu'elles n'ont pas, car elles ne sont jamais séparées les unes des autres par des sutures. Le nombre des fenêtres varie suivant les espèces. Il y en a deux chez le Lézard, une fenêtre scapulaire et une coracoïdienne, trois chez *Uromastix* et *Varanus*, dont

deux coracoïdiennes, quatre chez *Iguana*, dont trois coracoïdiennes, mais on ne trouve jamais dans toute l'étendue de la lame osseuse qui les présente qu'une seule suture, la suture scapulo-coracoïdienne.

Il ressort de tout cela que la portion latéro-ventrale de la ceinture pectorale à partir du scapulum inclus est formée par une lame squelettique, concave du côté viscéral, et qui s'étend du bord caudal du scapulum et du coracoïde en arrière, jusqu'au contact des clavicules en avant. Cette lame est le siège d'ossifications qui se répètent à droite et à gauche la divisant en deux moitiés semblables dont chacune présente, à son bord caudal, une formation osseuse assez large d'avant en arrière qui est divisée par la suture coraco-scapulaire en une partie dorsale, le scapulum, et une partie ventrale, le coracoïde. Ce dernier s'implante dans la rainure correspondante du sternum qu'il suit à peu près jusqu'au sommet de ce dernier. A partir de celui-ci le coracoïde se continue sur son bord médial par une lame cartilagineuse calcifiée, l'épicoracoïde, qui se croise légèrement avec sa similaire du côté opposé. L'épicoracoïde représente le bord médial de la ceinture dans le territoire répondant au coracoïde et il se continue, dans l'étendue de cette lame répondant au scapulum, par une bordure plus ou moins épaisse qui se calcifie et qui se comporte par rapport aux fenêtres scapulaires comme il l'a fait vis-à-vis des coracoïdiennes. Cette bordure est bien développée chez l'Iguane mais beaucoup moins chez d'autres Sauriens, et elle peut même manquer tout à fait, ce qui a beaucoup contribué à faire méconnaître la fenêtre scapulaire.

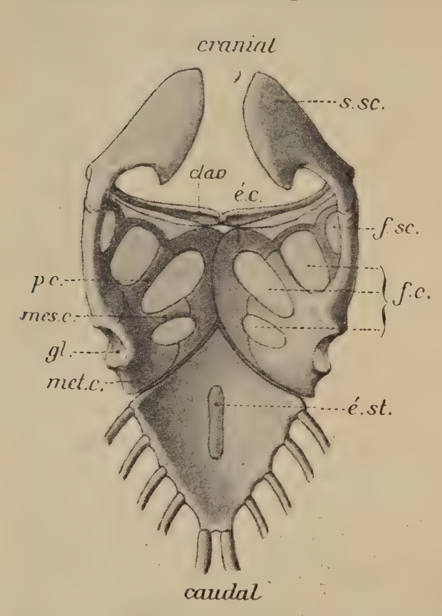


FIG. 30. — *Ceinture pectorale d'Iguane, face dorsale.*

clav., clavicule ; — *é. c.*, épicoracoïde ; — *é. st.*, épisternum ; — *f. c.*, fenêtres coracoïdiennes ; — *f. sc.*, fenêtre scapulaire ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *mes. c.*, mésocoracoïde ; — *met. c.*, métacoracoïde ; — *s. sc.*, supra-scapulum ; — *p. c.*, procoracoïde.

Il est bien évident que toutes ces parties — scapulum, coracoïde, rayons osseux, fenêtres, bords calcifiés du coracoïde ou du scapulum — ne sont que des parties d'un même tout, développées suivant les besoins, c'est-à-dire suivant la forme de la cage thoracozonale qui règle la position

des muscles, leurs lignes principales de force et les lignes de résistance représentées par les différents rayons osseux. Seules les parties dorsale et ventrale de cet ensemble gardent leur individualité, marquée par la suture coraco-scapulaire qui les sépare. Cette suture est du reste peu apparente et souvent difficile à retrouver, Elle disparaît naturellement dès que l'on arrive dans la membrane fibreuse obturant la fenêtre placée au devant d'elle, mais elle ne reparaît pas sur le bord cranial calcifié de cette fenêtre qui est absolument continu.

Les portions scapulaires et coracoïdiennes que nous venons de décrire répondent à la ceinture primaire, les parties qui restent à signaler constituent soit la ceinture secondaire (clavicules), soit le sternum secondaire (épisternum) des auteurs allemands.

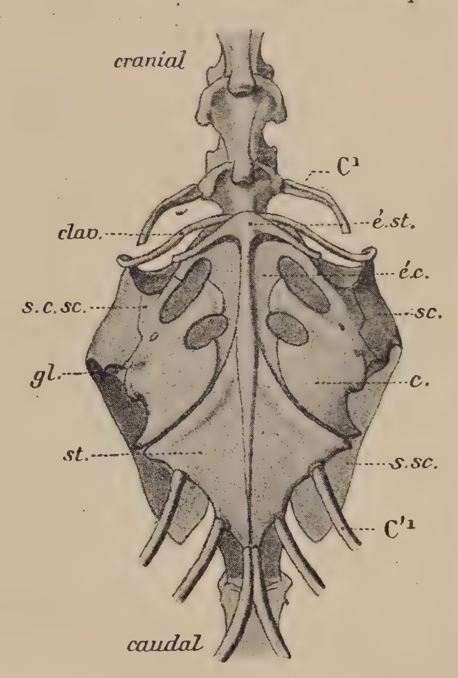


Fig. 31. — *Ceinture pectorale de Varan, face ventrale.*

C¹, première côte ; — C'¹, première côte sternale ; — *clav.*, clavicule ; — *c.*, coracoïde ; — *é. c.*, épicoracoïde ; — *é. st.*, épisternum ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *s. sc.*, supra-scapulum ; — *s. c. sc.*, suture coraco-scapulaire ; — *st.*, sternum ; — *sc.*, scapulum.

L'épisternum est un os très superficiel placé sur la ligne médiane à la face ventrale de la ceinture et qui s'étend depuis le sternum, dont il embrasse au moins la moitié antérieure jusque vers les clavicules en avant. Il est placé comme une attelle réunissant à la fois le sternum et les clavicules en passant au-dessous des épicoracoïdes qu'il recouvre sur un certain trajet, mais au fur et à mesure qu'il s'avance vers la tête il se sépare de ces derniers qui restent plus profonds, et il fait une certaine saillie sur la lame coracoïdienne ménageant ainsi, avec elle, un espace d'une certaine épaisseur pour loger les muscles. En avant l'épisternum présente deux pointes latérales qui forment comme les bras d'une croix ou comme les pointes d'une flèche suivant qu'elles sont transversales et préterminales (*Uromastix*) ou bien terminales et dirigées en arrière (*Varanus*). Du côté caudal l'épisternum s'enfonce dans le sternum de manière à devenir parfois visible sur la face viscérale de ce dernier (*é. st.* fig. 30).

Les clavicules sont deux os en forme d'arc qui s'étendent de l'acromion à la face ventrale de la ceinture, où elles s'appuient l'une contre l'autre et contre l'extrémité de l'épisternum, ou quelquefois simplement sur ce dernier. Elles sont légèrement comprimées d'avant en arrière formant une lame verticale, plus ou moins saillante au-dessous de la lame coracoïdienne, et qui contribue avec celle-ci et avec la saillie de l'épisternum à donner une loge assez profonde pour les muscles pectoraux.

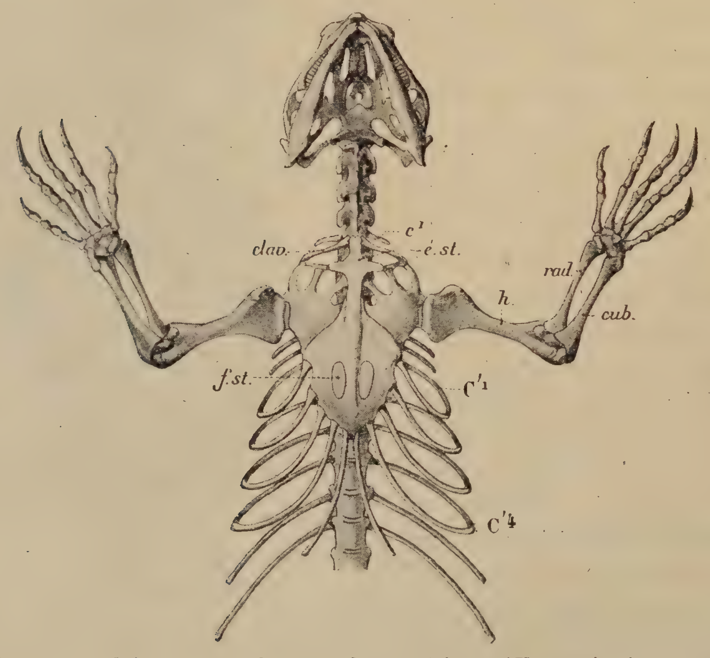


Fig. 32. — *Ceinture pectorale et membres antérieurs d'Uromastix, face ventrale.*

C¹, première côte ; — C'¹, première côte sternale ; — C'⁴, quatrième côte sternale ; — *clav.*, clavicule ; — *cub.*, cubitus ; — *é. st.*, épisternum ; — *f. st.*, fenêtre sternale ; — *h.*, humérus ; — *rad.*, radius.

Les clavicules forment avec la première côte l'orifice antérieur de la cage thoracique. Cet orifice est large, et même très large proportionnellement à celui du thorax des Mammifères. Il n'est pas circulaire mais stomatoïde et présente deux lèvres : l'une dorsale, plus courte, formée par la colonne vertébrale et la première côte, l'autre ventrale plus longue et légèrement saillante en avant, représentée par la clavicule (fig. 31).

La cavité glénoïde est toujours placée sur le bord caudal de la ceinture ; elle a la forme d'une selle, avec un grand axe concave dirigé presque verticalement et un petit axe convexe dirigé de dehors en dedans. La forme en selle de la cavité glénoïde est en rapport avec l'al-

lure rampante, elle agit surtout pour pousser le corps en avant sous l'effort du membre antérieur. Aussi cette articulation est peu portante, cependant elle permet au bras, dans certaines conditions, de soulever fortement l'avant-train au-dessus du sol.

L'union du thorax et de la ceinture détermine la formation d'une cage zono-thoracique très spéciale, caractéristique des Sauropsidés, et qui entoure l'extrémité craniale de la cavité viscérale laquelle s'étend toujours dans toute sa longueur, ne s'arrêtant que derrière les clavicules.

Musculature. — La présence du thorax fait subir aux muscles pariétaux une modification profonde, par rapport à la disposition qu'ils présentent chez les Amphibiens ; les obliques externe et interne se continuent en effet au niveau du thorax par les intercostaux correspondants, et ils se prolongent sur les côtes dites cervicales par des fibres indifférentes, longitudinales. De plus le muscle transverse se poursuit aussi dans la poitrine, et il représente seul la paroi musculaire dans la partie ventrale répondant à la plaque coracoïdienne, la partie la plus ventrale des muscles pariétaux, répondant à cette portion des pubo-hyoïdiens qui chez les Amphibiens était placée en dedans de la ceinture, ayant disparu. La bande pubo-hyoïdienne est découpée en deux parties : les muscles droits de l'abdomen, qui vont du pubis au sternum, et les muscles zono-hyoïdiens (hypobranchiaux) étendus du bord cranial du zonothorax à l'appareil hyoïdien.

Ces derniers constituent deux muscles distincts de chaque côté : l'épisterno-hyoïdien et l'omo-hyoïdien. Le premier, partant des branches latérales de l'épisternum et du ligament qui rattache cet os à la clavicule, se dirige en avant pour aller se fixer au bord caudal de l'hyoïde. Il est souvent divisé en deux faisceaux superposés dont le plus profond s'attache plus particulièrement aux cornes postérieures de l'hyoïde. L'omo-hyoïdien parti du bord antérieur et latéral de la clavicule et du suprascapulum s'insère sur les mêmes parties de l'hyoïde. Ces muscles n'entourent plus, comme le faisaient leurs homologues chez les Amphibiens, la partie craniale de la cavité viscérale, ils sont placés immédiatement en avant de cette dernière et appartiennent à une région acœlomique néoformée, le cou.

Le cou se forme essentiellement par l'accroissement interstitiel d'une bande de substance placée à la face ventrale de la région céphalique, au devant du cœlome, et qui constitue une partie de la paroi ventrale prépéricardique, isolée par la formation de l'angle cervico-ventral. Les figures 33 et 34 représentant deux coupes sagittales de la région cépha-

lique d'embryons de Lapin de douze et de treize jours permettent de comprendre aisément ce processus. — Le cou s'étend entre la région branchiale, régressée, et dont tout ce qui reste est étroitement lié à la tête, et la cavité cœlomique. Les muscles de l'hyposome se prolongent dans son épaisseur, mais par suite de la réduction de l'appareil branchial et de l'éloignement de la ceinture qui ne succède plus immédiatement à la tête, comme elle le faisait chez les Amphibiens, ils ne sont point tous refoulés à la partie ventrale du tube digestif, et quelques-uns passent sur les côtés et en dessus de ce dernier. Ce sont les scalènes et vraisemblablement aussi, d'après leur innervation du moins, les muscles prévertébraux, dont le matériel formateur pourrait avoir suivi le même chemin que les scalènes vers les apophyses transverses cervicales pour se porter ensuite de celles-ci sur la face ventrale des corps vertébraux.

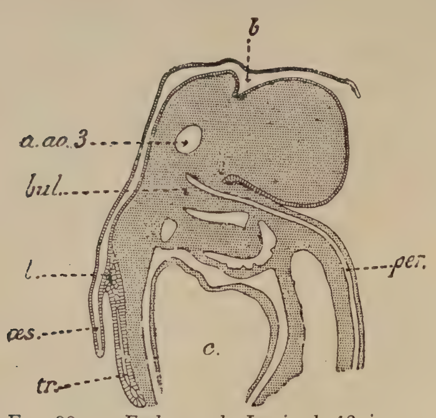


Fig. 33. — *Embryon de Lapin de 12 jours coupe sagittale.*

Le cou n'est pas encore formé, la cavité péricardique s'étend jusqu'au niveau de l'angle cervico-ventral compris entre le bourrelet de l'arc mandibulaire et la paroi thoracique primitive. *a. ao*³, troisième arc aortique ; — *b.*, bouche ; — *bul.*, bulbe cardiaque ; — *c.*, cœur ; — *l.*, orifice laryngé (la coupe est tangentielle à cet orifice) ; — *œs.*, œsophage ; — *pér.*, péricarde ; — *tr.*, trachée.

Les muscles fixateurs de la ceinture, dérivés aussi des muscles pariétaux, doivent être signalés ici. Il n'y a pas chez les Sauriens de rhomboïdes. Le système latéro-scapulaire est au contraire bien représenté par plusieurs muscles : un dentelé superficiel qui s'étend de la ligne sterno-costale et des premières côtes libres au bord postérieur du supra scapulum ; un releveur superficiel de

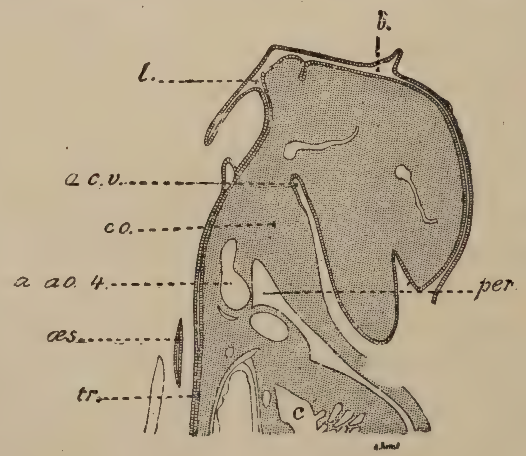


Fig. 34. — *Embryon de Lapin de 13 jours, coupe sagittale.*

Le cou est formé au-dessus de la cavité péricardique. *a. ao*⁴, quatrième arc aortique ; — *a. c. v.*, angle cervico-ventral ; — *b.*, bouche ; — *co.*, cou ; — *l.*, orifice laryngé ; — *œs.*, œsophage ; — *pér.*, péricarde ; — *tr.*, trachée.

l'omoplate inséré aux apophyses transverses des premières vertèbres cervicales vraies et au bord antérieur et supérieur en même temps qu'à une faible partie de la face externe du suprascapulum (ce muscle répond évidemment au releveur de l'omoplate des Mammifères et il est le seul qui puisse lui être comparé parce que seul il s'attache à de véritables vertèbres cervicales) ; enfin un dentelé profond qui, venu des côtes dites cervicales, s'attache à la face profonde du suprascapulum. Ce muscle est dénommé dentelé profond et releveur de l'omoplate, parce qu'il s'insère aux côtes libres prétendues cervicales, mais il est bien évident que si l'on compte comme dorsales les côtes incomplètes de la cage zono-thoracique, ainsi que nous l'avons proposé, il répond uniquement à un dentelé et il n'y a pas d'autre releveur scapulaire que celui dont il a été parlé plus haut.

Les muscles fixateurs scapulaires ventraux sont représentés, dans les cas les plus compliqués, par trois muscles différents : le *sterno-coracoïdien interne superficiel*, qui naît à la face interne et au bord cranial du sternum pour se porter en avant, sur le coracoïde, en dedans du muscle sous-coraco-scapulaire; le muscle *sterno-coracoïdien interne profond*, plus rapproché que le précédent de la cavité viscérale et qui a à peu près les mêmes attaches, sauf qu'il se prolonge un peu plus en avant ; enfin le *sterno-costo-scapulaire* qui naît sur le bord externe de la première crête sterno-costale, se porte du côté dorsal, rentre apparemment dans la cavité thoracique, mais en réalité se glisse simplement sous le scapulum et s'attache au ligament sterno-scapulaire interne. Ces trois muscles servent de liens entre le sternum et le coracoïde d'une part, le sternum et le scapulum d'autre part. Fürbringer les rapproche des fixateurs ventraux des Amphibiens (voy. p. 49) et nous avons suivi sa description.

Muscles branchiaux. — Ces muscles forment une large couche qui s'étend de la partie postérieure et latérale du crâne et de l'union dorsale du cou et du dos, au bord antérieur de la poitrine où elle s'insère à l'épisternum, à la clavicule et au suprascapulum. Cette couche est parfois divisée en une partie dorsale et une partie ventrale que l'on a comparées respectivement au trapèze et au sterno-mastoïdien. Mais Fürbringer, tout en acceptant en partie cette comparaison, ne voit entre ces parties chez les Sauriens et chez les Mammifères qu'une homologie incomplète, et il fait remarquer que le trapèze n'est pas innervé par une branche du vague (l'accessoire) comme cela devrait être, mais simplement par des nerfs thoraciques, tandis que le sterno-mastoïdien seul possède cette innervation cranienne.

Muscles de la racine du membre antérieur. — Il y a peu de choses à dire après les détails donnés pour les Amphibiens. Les muscles intrinsèques répondent assez bien à ceux des Urodèles bien qu'ils soient mieux individualisés et influencés aussi par la présence des clavicules. Il y a un dorsal scapulaire comme chez les Urodèles, mais à la face ventrale il existe en plus un *deltoïde inférieur* étendu de la clavicule au processus latéral de l'humérus ; un *supracoracoïdien* qui s'étend sur la majeure partie du coracoïde et se porte sur le même processus huméral ; un *scapulo-huméral profond*, situé en dehors et dorsalement au précédent, qui s'attache à la fenêtre scapulaire et se rend au processus médial de l'humérus. Ces trois muscles occupent surtout la partie antérieure de la lame coracoïdienne, ce sont des protracteurs de l'humérus, le dernier agissant aussi comme rotateur à cause de son insertion au processus médial, mais tous tendent énergiquement à maintenir l'humérus horizontal.

A la partie caudale de la plaque coracoïdienne s'insèrent, en allant de dedans en dehors, du milieu au bord de la ceinture, le *coraco-antibrachial* qui s'étend jusqu'au radius et répond à une partie du biceps, puis le *coraco-brachial court*, qui s'attache aux deux tiers proximaux de l'humérus, et le *coraco-brachial long* qui s'étend au reste de cet os jusqu'à l'épitrochlée. Tous ces muscles servent aussi à maintenir le bras horizontal, toutefois le dernier peut aussi agir comme rétracteur car ses insertions coracoïdiennes et humérales sont un peu en arrière de l'appui de la tête humérale dans la cavité glénoïde, mais ce rôle est très limité par suite de la brièveté extrême de la partie de la ceinture située en arrière de la cavité glénoïde. Il importe en effet de se rappeler que cette cavité, loin d'être à peu près au milieu de la plaque ventrale de la ceinture comme l'est l'acétabulum au pelvis, est placée sur le bord caudal de cette plaque.

Il y a aussi un muscle *sous-coraco-scapulaire* attaché à la face viscérale de la ceinture, et qui se dirige du scapulum et du coracoïde en arrière pour s'attacher au processus médial de l'humérus, du côté de la face de flexion de l'os ; c'est vraisemblablement un rotateur. Enfin il faut ajouter le chef zonal de l'anconé qui s'attache à la fois au scapulum et au coracoïde, dans le voisinage de la cavité glénoïde, et forme la longue portion de ce muscle.

Les muscles extrinsèques sont le *pectoral* et le *grand dorsal*. Le premier s'attache à la face ventrale de l'abdomen, comme chez les Amphibiens, et à celle du thorax, mais il se prolonge en outre en avant en suivant le bord de l'épisternum et de la clavicule. Toute cette portion craniale du pectoral qui recouvre les muscles coracoïdiens et le deltoïde inférieur est une acquisition nouvelle en rapport avec l'apparition de

l'épisternum et de la clavicule. Les divers faisceaux du pectoral n'ont qu'une action commune, lorsqu'ils agissent tous à la fois, c'est de maintenir très énergiquement le bras horizontal ou même d'abaisser son distum, de manière à soulever le corps si la main prend appui sur le sol. Agissant séparément ils peuvent être protracteurs ou rétracteurs suivant leur position et la situation relative du distum huméral.

Le grand dorsal qui s'attache à une grande longueur du tronc et au processus médial de l'humérus est rétracteur du bras. Il est accompagné d'un grand rond, formé par le faisceau le plus cranial du grand dorsal qui se sépare de ce muscle et s'insère en haut sur le suprascapulum, en bas à l'humérus.

Rapports de la ceinture avec la cavité viscérale. — On a déjà vu, à propos des parois squelettiques du zono-thorax que la ceinture enveloppe l'extrémité craniale du cœlome. Le bord cranial du péricarde coïncide avec le bord ventral de l'orifice antérieur du zono-thorax, marqué par la présence des clavicules, et les cavités pleurales s'étendent de chaque côté, jusqu'au même niveau, en partie limitées latéralement par le scapulum et le suprascapulum.

La partie craniale des cavités pleurales, formée par la ceinture pectorale est rigide et incapable de mouvements de dilatation ou de resserrement, car l'anneau scapulo-coracoïdien est lui-même immobile et indéformable. Elle diffère par là de la partie correspondante chez les Mammifères, qui, constituée par les premières côtes, est susceptible d'une ampliation plus ou moins marquée. Cette immobilité absolue de la partie la plus antérieure du thorax se retrouve chez tous les Sauropsidés et constitue un trait tout à fait caractérisque de leur structure. Elle est en rapport avec un mode de ventilation pulmonaire bien différent de celui des Mammifères et sur qui nous insisterons un peu pour bien faire ressortir les particularités de la ceinture des Sauropsidés. Chez les Mammifères les parois thoraciques, dilatables, entourent des cavités pleurales parfaitement closes et limitées en outre, sur une étendue importante, par un diaphragme contractile dont les mouvements, combinés avec ceux des côtes, déterminent un vide pleural qui fait un appel d'air puissant. L'orifice antérieur du thorax est étroit, il est en partie comblé par les organes qui le traversent pour pénétrer dans le thorax, et les sommets des cavités pleurales qui occupent ses côtés sont suffisamment garantis contre l'affaissement de leurs parois, qui gênerait la production du vide pleural par la résistance des muscles de la base du cou (sterno-mastoïdien, scalènes).

Chez les Sauriens comme chez tous les Sauropsidés, l'orifice antérieur

du zono-thorax est beaucoup plus large ainsi qu'il a été dit plus haut, mais cela n'a pas d'inconvénients au point de vue respiratoire, parce que le vide pleural joue un rôle beaucoup moindre que chez les Mammifères. Il y a bien chez les Crocodiles quelque chose qui se rapproche de ce mode respiratoire, mais les sommets des cavités pleurales sont bien protégés contre tout affaissement par l'épaisseur des muscles qui les entourent, et chez tous les autres il n'y a guère à se préoccuper d'un vide pleural aussi parfait que chez les Mammifères. Chez les Sauriens, le thorax est immobile; d'ailleurs la partie antérieure des poumons n'est point élastique et rétractile comme elle l'est chez les Amphibiens, et lorsqu'on coupe transversalement le tronc à ce niveau le poumon, bien que sectionné, reste béant sans revenir sur lui-même. Tous les mouvements de l'air sont déterminés par ceux des côtes libres qui, dilatant ou resserrant l'abdomen, agissent sur la partie postéro-ventrale des poumons, très large, et non respiratoire (dépourvue d'alvéoles), qui emmagasine l'air et le fait repasser ensuite dans les mouvements d'expiration à travers la partie antéro-dorsale alvéolée, la disposition des orifices bronchiques, dans cette dernière, étant réglée de façon à ce que l'air chassé de la base pulmonaire aille baigner les surfaces alvéolées, ainsi qu'on peut le voir dans la figure ci-jointe.

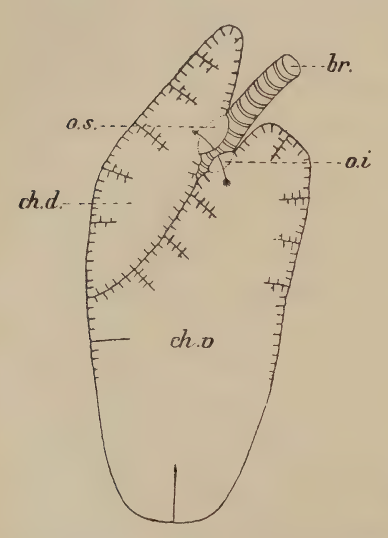


Fig. 35. — *Poumon d'Iguane, coupe sagittale.* Schéma.

br., bronche ; — *ch. d.*, chambre dorsale ; — *ch. v.*, chambre ventrale ; — *o. i.*, orifice inférieur ; — *o. s.*, orifice supérieur.

La partie postérieure des poumons des Sauriens est donc en réalité l'appareil de distribution de l'air dans les cavités respiratoires et à ce point de vue on peut la comparer aux sacs aériens des Oiseaux, comme on l'a fait, surtout lorsqu'elle est lobée et prolongée par des culs-de-sac indépendants, comme chez les Caméléons. Mais cette comparaison est très superficielle et ne porte que sur une analogie fonctionnelle. Anatomiquement les sacs aériens des Oiseaux participent du caractère fondamental et absolument exceptionnel des bronches de ces animaux, et ont une signification morphologique bien différente de celle des diverticules pulmonaires des Sauriens (voyez Oiseaux, p. 190 et suiv.).

La ceinture des Sauriens rappelle évidemment celle des Amphibiens,

mais elle s'est combinée avec la partie craniale du thorax à laquelle elle se superpose par son suprascapulum et une partie de son scapulum, tandis qu'elle se substitue à elle dans sa partie ventrale, la plaque coracoïdienne remplaçant dans ce point l'extrémité manquante des côtes. Son articulation avec le sternum est large et solide, et bien qu'elle ne soit pas absolument incapable de mouvements puisqu'elle s'établit par une rainure lisse dans laquelle s'enfonce la lame coracoïdienne lisse elle-même, elle ne permet que des déplacements très faibles. Cette substitution de la ceinture à une partie de la paroi thoracique s'accompagne de changements assez importants dans les muscles pariétaux, notamment des plus ventraux d'entre eux, des muscles droits ou pubo-hyoïdiens. Tandis que chez les Urodèles ces muscles, placés en dedans de la ceinture, se poursuivent sans interruption du pubis à l'hyoïde, ici les muscles droits n'arrivent pas jusqu'à la ceinture, ils s'arrêtent sur la face cutanée du thorax, sur le sternum et sur les côtes. Le sternum est intérieur par rapport à eux, c'est-à-dire plus près du péritoine. Il diffère par là de celui des Urodèles qui leur est extérieur. Une partie des muscles pariétaux est représentée, il est vrai, en dedans de la ceinture, par les muscles sterno-coracoïdiens qui relient entre elles les pièces ventrales de la ceinture, mais comme ces muscles ne se continuent pas avec le sterno-hyoïdien, l'interruption des pubo-hyoïdiens est réelle et contraste avec leur continuité chez les Urodèles. Il faut remarquer de plus que les muscles pubo-hyoïdiens sont clivés à leur extrémité craniale par un plan horizontal en deux lames superposées : l'une ventrale ou externe qui s'attache aux côtes et au sternum et qui représente le chef thoracique des muscles droits, l'autre viscérale ou interne, formée par les muscles sterno-coracoïdiens.

III. Membres.

Les membres des Sauriens ont la situation horizontale typique des membres rampants.

Membre antérieur. — Le membre antérieur joue dans une cavité glénoïde en forme de selle et présentant par conséquent une concavité, (le grand axe de la selle) dirigée obliquement de haut en bas et d'avant en arrière et une convexité (le petit axe), perpendiculaire à la précédente. A cause de cette forme la cavité articulaire peut être décomposée en deux cavités séparées l'une de l'autre par l'arête mousse de la selle ; une cavité latérale placée en dehors et en avant de l'arête, l'autre médiale placée en dedans et en arrière de celle-ci. La tête humérale joue tantôt

dans l'une, tantôt dans l'autre de ces cavités, suivant le degré d'écartement du bras. Lorsqu'elle est située dans la cavité latérale, comme elle est en rapport avec celle-ci par la portion de son condyle qui est la plus étroite (à plus court rayon), la tête humérale est susceptible de décrire un plus grand mouvement dans le sens dorso-ventral que lorsqu'elle est en rapport avec la cavité médiale car la portion correspondante de son condyle est plus large et a un plus grand rayon.

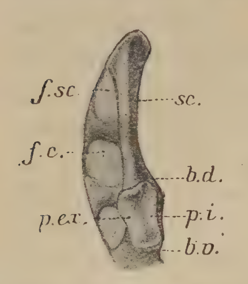


Fig. 36. — *Cavité glénoïde d'Iguane, vue par son bord caudal.*

b. d., bord dorsal ; — *b. v.*, bord ventral ; — *f. c.*, fenêtre coracoïdienne ; — *f. sc.*, fenêtre scapulaire ; — *p. i.*, pente interne ; — *p. ex.*, pente externe ; — *sc.*, scapulum.

L'humérus a la forme d'une phalange dont les extrémités seraient larges et aplaties. Sa tête proximale a gardé la direction initiale admise pour le membre typique, c'est-à-dire que sa face dorsale est restée dorsale et que la ventrale regarde aussi en bas ou ventralement ; mais son condyle s'est allongé d'avant en arrière, participant de cette manière à l'aplatissement de haut en bas qu'a subi la tête. Il est terminal, situé par conséquent sur l'axe de la diaphyse. Cependant il se prolonge un peu plus du côté dorsal (fig. 37 B), et cela se comprend, car c'est cette portion dorsale qui supporte le corps en appuyant contre la partie correspondante de la selle glénoïdienne. L'extrémité radiale du condyle est aussi, comme on l'a dit, un peu plus étroite que le reste de son étendue. A chaque extrémité du condyle la lame formée par la tête humérale aplatie se prolonge en un trochanter. Du côté radial le trochanter latéral se prolonge par la crête deltoïdienne légèrement recourbée du côté ventral. La tubérosité médiale est moins prononcée. Entre les deux tubérosités, sur la face ventrale de l'os, se trouve une large gouttière, surtout accusée par la saillie ventrale de la crête deltoïdienne et qui permet de distinguer très facilement un humérus de Saurien de celui d'un Oiseau qui présente à la même place, au lieu d'une dépression, une saillie marquée. Il est d'autant plus important de retenir cette différence que ces deux os se ressemblent plus d'autre part, et notamment par la disposition du condyle de leur tête distale.

Le corps de l'humérus est cylindrique, lisse et ne présente aucune crête ou aucune saillie que l'on puisse attribuer à la torsion, que l'on peut cependant soupçonner à cause de la différence de direction des plans de ses deux têtes. En effet le condyle proximal ayant son grand axe horizontal dans la cavité glénoïde, l'axe bitrochléen de l'extrémité distale de l'humérus est redressé et forme avec l'horizon un angle de 70° à 80°.

L'extrémité distale de l'humérus est plus épaisse, mais moins large que son extrémité proximale. Sur sa face de flexion (face ventrale primitive, devenue craniale dans la marche), elle présente deux condyles que nous appelerons radial et cubital d'après leurs relations avec les bords correspondants du membre. Le condyle radial a la forme d'un demi disque légèrement oblique de dehors en dedans du bord latéral de l'os vers le milieu de ce dernier, de telle façon que le radius roulant sur sa convexité est placé plus près du bord radial du bras lorsqu'il commence sa course en partant de l'extension, tandis qu'il s'est rapproché du bord cubital lorsqu'il arrive au maximum de sa flexion. Cette disposition oblique du condyle radial se retrouve également chez les Oiseaux. Le condyle radial est presque exclusivement réservé à la face de flexion de l'os et ne se prolonge point sur la face opposée qu'il atteint à peine (B fig. 37). En dehors de lui se trouve une petite saillie osseuse peu marquée, l'ectépicondyle.

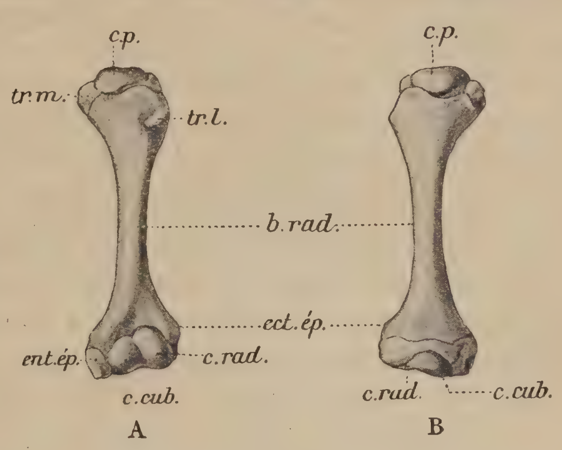


FIG. 37. — *Humérus de Tupinambis.*
A., face ventrale ; — B., face dorsale.
b. rad., bord radial ; — *c. cub.*, crête cubitale ; — *c. rad.*, crête radiale ; — *c. p.*, crête proximale ; — *ect. ép.*, ectépicondyle ; — *ent. ép.*, entépicondyle ; — *tr. l.*, trochanter latéral ; — *tr. m.*, trochanter moyen.

Le condyle cubital, moins saillant que le radial, se prolonge plus que lui du côté dorsal, disposition en rapport avec la situation du cubitus qui n'est plus parallèle au radius sur la ligne bitrochléenne, mais situé un peu en arrière de lui. La saillie osseuse placée en dehors du condyle cubital, et sur le bord médial du bras est plus marquée que l'ectépicondyle. A cause de la direction médiale qu'a pris le bord primitivement caudal de l'humérus on l'appelle entépicondyle.

L'avant-bras est articulé avec le bras de manière que l'angle cubital est dans le plan horizontal et s'ouvre en avant et non plus en bas ou ventralement comme dans les membres transversaux (voy. fig. 32. Cette différence tient à la nouvelle orientation de l'axe bitrochléen qui est à peu près vertical, le condyle radial étant maintenant dorsal par rapport au condyle cubital placé en dessous de lui. En même temps le proximum du

radius est situé plus sur la face ventrale de l'humérus, c'est-à-dire en avant, tandis que le proximum du cubitus est plus en arrière. Les deux os du zeugopode divergent donc légèrement entre eux au coude au lieu d'y être rigoureusement parallèles comme dans le membre type. A partir du coude le radius et le cubitus sont à peu près parallèles entre eux et en tous cas ne se croisent jamais comme ils le font chez les Mammifères doués du pouvoir de pronation. La vraie pronation est d'ailleurs impossible ; en effet là où elle existe, chez les Mammifères voisins de l'Homme, la pronation résulte d'une rotation effectuée par le radius sur son axe longitudinal, et elle demande naturellement pour se produire un condyle radial de l'humérus arrondi et une fossette également arrondie de la tête du radius pour pouvoir rouler sur ce condyle. Il faut de plus que le proximum du radius et celui du cubitus soient réservés chacun au condyle correspondant de l'humérus, de façon que chacun de ces os soit indépendant de l'autre vis-à-vis de l'humérus, tandis qu'il peut parfaitement prendre appui sur son voisin comme le fait le radius humain qui roule sur une partie de la face correspondante du cubitus. Or, chez les Sauriens, et il en est de même chez les Oiseaux, cubitus et radius ne sont point indépendants l'un de l'autre vis-à-vis des condyles huméraux, mais ils s'unissent au contraire pour former chacun une partie des deux cavités articulaires répondant à ces condyles. Le proximum du radius (fig. 38) est creusé d'une fossette antéro-postérieure destinée au condyle radial, mais cette fossette est complétée, en arrière par une facette de la tête du cubitus, qui forme avec elle la cavité articulaire destinée au condyle radial. De même l'articulation avec le condyle cubital est formée en majeure partie par la tête du cubitus, mais elle est aussi complétée en avant par une petite facette, empruntée à la tête du radius. Entre les deux cavités articulaires répondant à chaque condyle se trouve une crête plus ou moins vive, formée par le cubitus et par le radius, et qui glisse dans la gorge laissée libre entre les deux condyles huméraux.

La présence de cette crête et le fait que la tête du radius s'appuie en dehors et en dedans d'elle sur les deux condyles à la fois, empêchent absolument toute rotation du radius sur son axe longitudinal. Il ne peut donc y avoir de pronation vraie. On désigne cependant sous le nom de pronation la position qu'occupe la main dans la station ou dans la marche, sa face plantaire étant appuyée sur le sol et son bord radial étant tourné en dedans .On peut conserver le mot de pronation pour décrire cette situation, parce qu'il est employé si communément que l'on ne peut songer à lui en substituer un autre, mais on voit que ce qu'il désigne est bien différent de la pronation observée en anatomie

humaine et qui est quelque chose de très particulier comme on le verra mieux encore plus loin. Ici la pronation est obtenue d'une manière plus simple, à cause de la direction plus ou moins verticale de l'axe bitrochléen et de la superposition consécutive du condyle radial au condyle cubital qui en résulte. Le premier étant ainsi placé au devant du second, la moitié du chemin que le radius doit accomplir dans la pronation chez l'Homme est déjà effectuée par là même, et pour porter le distum du radius en dedans de celui du cubitus, il n'y aura pas besoin de croiser les deux os comme cela arrive chez l'Homme où la tête du radius n'est pas en avant de celle du cubitus, mais en dehors d'elle. Et de fait jamais, dans aucune position naturelle du membre antérieur des Sauriens les deux os de l'avant-bras ne sont croisés. Cependant comme on les a ainsi représentés quelquefois, chez des fossiles par exemple (*Annales du musée de Lyon*, vol. X fig. 60), et que cela pourrait porter à rapprocher l'avant-bras de ces animaux de celui des Mammifères, il était bon d'attirer l'attention sur ce point. On ne peut observer de croisement des os qu'à la suite d'une torsion violente de l'avant-bras amenant la face dorsale de la main au contact du sol, mais alors le coude est luxé et le radius est écarté du condyle.

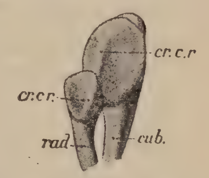


FIG. 38. — *Proximum zeugopodique de Tupinambis.*

cr. c. r., crête cubito-radiale ; — *cub.*, cubitus ; — *rad.*, radius.

Lorsque, l'avant-bras étant étendu, le membre antérieur tout entier est dirigé en arrière et collé au corps, comme cela s'observe souvent chez les animaux morts (fig. 39), le bord radial de la main est dirigé en bas

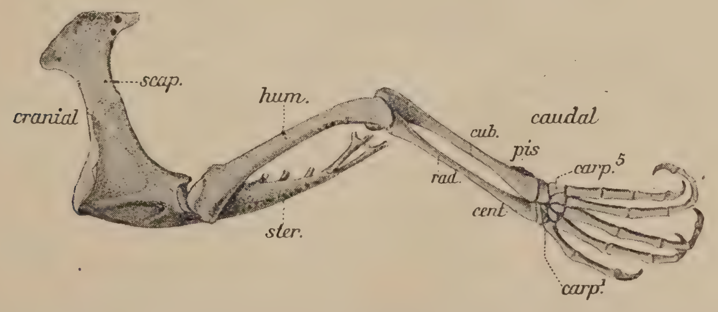


FIG. 39. — *Iguane. Ceinture pectorale avec membre antérieur étendu en demi-pronation le long du flanc.*

*carp*¹., premier carpien ; — *carp*⁵., cinquième carpien ; — *cent.*, central ; — *cub.*, cubitus; — *hum.*, humérus ; — *pis.*, pisiforme ; — *rad.*, radius ; — *scap.*, suprascapulum ; — *stern.*, sternum.

et il semble que la main a dû exécuter pour se placer ainsi au-dessous du bord cubital, un mouvement de pronation plus prononcé que celui qui

est réalisé dans la station, mais il ne s'agit de rien de pareil, et l'avant-bras restant dans sa position c'est le bras qui s'est tordu sur lui-même dans la cavité glénoïde comme le montre le fait que le diamètre bitrochléen est alors horizontal. La grande laxité de l'articulation de l'épaule produite par la forme de la selle glénoïdienne permet facilement des déplacements pareils, comme on le verra plus loin.

La main suit exactement la direction du zeugopode et n'effectue sur ce dernier que des mouvements peu étendus, qui se passent dans l'articulation zeugo-autopodique, contrairement à ce que nous verrons pour le pied où l'articulation est intertarsienne. Il n'y a pas de mouvements latéraux d'adduction ou d'abduction notables, la flexion sur la face ventrale est également très limitée. Elle est plus prononcée sur la face dorsale où les os de la première rangée du carpe sont taillés un peu obliquement de manière à la faciliter, et, lorsqu'elle se produit, la main se met à peu près à angle droit sur l'avant-bras. Cette flexion de la main est employée lorsque l'animal se dresse sur ses membres antérieurs, comme il le fait assez fréquemment. Pour cela il doit amener dans un plan vertical l'angle cubital, placé d'habitude horizontalement, et il faut nécessairement que l'axe bitrochléen vertical devienne horizontal,



Fig. 40. — *Lézard dressé sur ses membres antérieurs.*
Le coude est ouvert en dedans et l'axe de la main est transversal.

de façon que la face de flexion du coude regarde en bas. Il faut en un mot effacer la torsion de l'humérus qui a redressé l'axe bitrochléen. C'est facile grâce à l'étendue des mouvements que la tête humérale peut décrire dans la cavité glénoïde. Les muscles agissent de manière à abaisser fortement du côté ventral le trochanter latéral et, consécutivement, le condyle radial est abaissé, le cubital relevé, le plan qui les contient tous les deux est horizontal. Si maintenant l'avant-bras est fléchi à peu près à angle droit sur le bras, il occupe une direction à peu près verticale

et soulève le corps au-dessus du sol et de sa propre hauteur, comme il le fait dans les membres transversaux ou dans les membres dressés. Mais la direction de la main est très particulière et diffère beaucoup de ce qu'elle est chez les Mammifères. Chez ces derniers, à cause de la pronation étendue dont l'avant-bras est capable, l'axe longitudinal de la main est dirigé en avant, parallèlement à celui du corps. Chez les Sauriens, où la pronation est impossible, la main ne peut se tourner ainsi toujours en avant, elle ne peut que se plier à angle droit sur l'avant-bras et son axe a une direction un peu différente suivant la position du coude. Si le coude est dirigé en arrière l'axe de la main sera lui-même tourné en dehors et légèrement en arrière, si au contraire le coude est écarté du corps, l'axe de la main, toujours dirigé en dehors, regardera un peu en avant, mais jamais il ne sera franchement longitudinal. C'est pourquoi dans les squelettes de Reptiles montés en Mammifères on fait subir aux os un déplacement anormal soit en croisant le radius et le cubitus vers leur partie moyenne, ce qui est impossible sans violence, soit en écartant la tête du cubitus de son condyle huméral pour la rapprocher de celui du radius.

La constitution du carpe est assez voisine du type, sauf que l'intermédiaire manque dans la première rangée ; il est représenté chez l'embryon par un cartilage non uni aux cartilages voisins, mais indépendant de la rangée carpienne qu'ils forment, et qui se conserve sous le même état chez le Lézard d'après Born. Il y a un central petit, la seconde rangée du carpe est composée de cinq osselets qui vont en grandissant du bord radial au bord cubital de la main. Du côté cubital de la première rangée, et un peu ventralement à l'os cubital qui la termine, se trouve un pisiforme. Les métacarpiens n'ont rien qui doivent nous arrêter, non plus que les phalanges dont le nombre inégal à chaque doigt et croissant régulièrement du 1er (deux) au 4e (cinq), pour redécroître au 5e (quatre), a très suffisamment attiré l'attention des zoologistes. Les pièces du carpe sont toujours à l'état osseux chez l'adulte et sont articulées entre elles formant des diarthroses typiques de même que les phalanges ; l'état imparfait des Urodèles est largement dépassé.

Membre postérieur. — Au membre postérieur l'angle poplité est tourné exactement en sens inverse de l'angle cubital (voy. fig. 4), mais le fémur n'est point invariablement dirigé d'avant en arrière comme l'était l'humérus et il se déplace au contraire dans le plan horizontal de près de 180°, de sorte que le genou est tantôt en avant, tantôt en arrière de la cavité cotyloïde. Il n'y a donc pas d'angle zono-stylique fonctionnant à la manière d'un ressort. La tête proximale du fémur est épaisse, trian-

gulaire sur la coupe, et formée de deux parties : le condyle ou tête articulaire et le trochanter. La tête articulaire placée sur le prolongement de l'axe de la diaphyse, et par conséquent terminale, est aplatie en un disque de la valeur d'une demi-circonférence environ et dont l'extrémité craniale, dirigée vers la face d'extension de l'os, descend un peu plus bas que son extrémité caudale. Ceci fait que le fémur peut effectuer un mouvement un peu plus prononcé en avant qu'en arrière, c'est-à-dire arriver à s'accoler au flanc, tandis qu'il reste toujours plus écarté de la queue. La tête articulaire présente deux surfaces de roulement, l'une correspondant à la grande courbure, formée par le bord du disque, a le rayon plus long. Elle se meut sur le plan horizontal qui est celui de la cavité cotyloïde ; c'est elle qui permet les grands déplacements du fémur dans ce plan. L'autre, perpendiculaire à la première, est formée par la section transversale de celle-ci. Elle est de rayon beaucoup plus court, se prolonge plus sur la face ventrale, et c'est elle qui permet surtout l'abaissement du distum fémoral dans les mouvements destinés à soulever le corps. Le trochanter, unique et très développé, est placé sur la face de flexion de l'os, plus près toutefois de son bord ventral ou tibial, et forme une lame perpendiculaire au disque articulaire.

La tête distale est épaisse, élargie transversalement ; le diamètre bicondylien forme avec le plan du disque articulaire proximal un angle de 70° au moins. Le disque articulaire étant situé à peu près horizontalement, il semble que le diamètre bicondylien, dont nous avons dit dans l'introduction qu'il était vertical, devrait être à angle droit avec le premier, mais il faut observer que les expressions employées ne prétendent aucunement à une rigueur géométrique et que les mots horizontal et vertical doivent s'entendre largement. Si on les prenait dans leur sens géométrique on aboutirait à des impossibilités physiologiques, car il est clair qu'un membre placé rigoureusement dans le plan horizontal passant par les cavités articulaires de l'épaule et de la hanche, ne pourrait soulever l'animal de la quantité, même très faible, qui est nécessaire dans la reptation. Et même sans qu'il soit question de soulèvement si minime que l'on voudra, un tel membre ne pourrait s'appuyer sur le sol pour pousser le corps en avant. On comprend donc que le condyle proximal qui se meut horizontalement dans la cavité cotyloïde, elle-même horizontale ou très légèrement oblique en bas et en avant, ne soit pas rigoureusement perpendiculaire à l'axe bicondylien qui est à peu près vertical.

Les deux condyles fémoraux sont séparés l'un de l'autre par une gorge peu profonde sur la face ventrale de l'os, plus marquée sur sa face dorsale ou d'extension où elle se continue en une gouttière à bords nets

(fig. 41 B). Le condyle tibial est moins saillant que le péronéal de telle sorte que le tibia est un peu abaissé du côté ventral, ce qui facilite l'appui de la jambe sur le sol. Chacun des condyles n'est point réservé à un seul des os de la jambe et le tibia s'appuie non seulement sur le condyle tibial, mais aussi sur le péronéal pour qui il porte une facette particulière, bien développée, surtout sur sa face ventrale ou de flexion. Le péroné s'articule seulement avec la face latérale de son propre condyle, sur laquelle il glisse.

Dans les figures 41 A et B, l'articulation du genou présente de petits osselets intercalaires au nombre de quatre : deux, situés sur la face d'extension, sont placés de part et d'autre du condyle péronéal (B fig. 41); les deux autres, visibles sur la face de flexion, sont en rapport l'un avec le condyle tibial, l'autre avec le condyle péronéal qui se trouve ainsi pourvu de trois de ces osselets. Ce sont des ossifications des ménisques articulaires, comme on le voit bien sur les coupes histologiques faites dans le genou des Lézards, et non des sésamoïdes comme on l'a cru à un moment donné.

Les os du zeugopode ont gardé leur position primitive en ce sens qu'ils sont restés bien parallèles et que leur tête proximale ne présente point le léger croisement qu'ils offrent au bras où le radius est situé plus sur la face de flexion, le cubitus plus sur celle d'extension. Cette absence totale d'entrecroisement est en rapport avec l'absence totale de pronation. Le tibia est devenu le plus fort et a envahi le condyle péronéal, rejetant le péroné sur la face latérale de ce dernier. La face d'extension des deux os du zeugopode ne reste pas dans le prolongement de celle du fémur, mais se trouve légèrement de côté dans chacun d'eux et en sens opposé, celle du tibia se portant du côté interne ou médial, celle du péroné en dehors, si bien que le plan de chaque os n'est point parallèle à celui de son voisin, mais que tous deux convergent en avant (et du côté de l'extension) divergeant en arrière comme le marque l'articulation divergente de leurs têtes avec le tarse (fig. 41 A).

Le pied a une constitution très spéciale et comprend d'abord une pièce unique, le *protarse*, formé par la fusion des os de la première rangée (tibial, intermédiaire, péronéal) auxquels s'ajoute le central. Le protarse est solidement articulé avec les os du zeugopode sur lesquels il n'effectue pas de mouvements sensibles. Sa face d'extension est quadrilatère et présente un relief compliqué. Sa face de flexion, plus étendue du côté tibial, est légèrement creusée en gouttière. Son bord distal présente une surface articulaire taillée principalement sur sa face d'extension et sur laquelle se meut le reste du pied. C'est l'articulation intertarsienne si répandue chez les Sauropsidés et si caractéristique de ce

groupe. Les os de la deuxième rangée du tarse sont réduits en nombre et ne sont plus représentés, chez l'adulte, que par deux os, l'un qui porte le troisième métatarsien et qui répond au 3e tarsien ; l'autre, plus volumineux, situé en dehors du précédent, et qui porte le quatrième et le

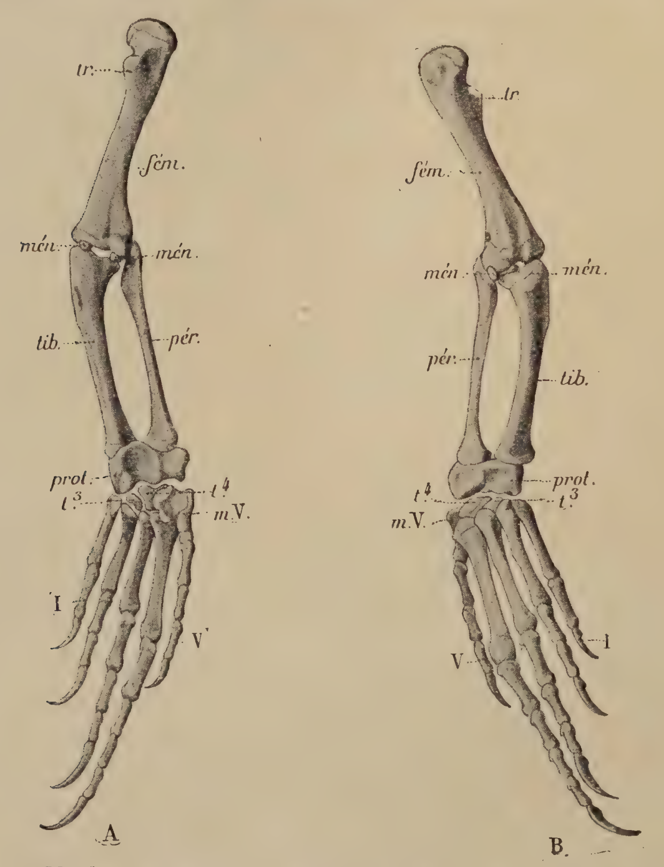


FIG. 41. — *Membre postérieur de Tupinambis.* A., face ventrale ; — B., face dorsale. *fém.*, fémur ; — *mén.*, ménisques ; — *pér.*, péroné ; — *prot.*, protarse ; — *tib.*, tibia ; — *tr.*, trochanter ; — t^3, troisième tarsien ; — t^4, quatrième et cinquième tarsiens ; — *m.* V., cinquième métatarsien ; — I, V, premier, cinquième rayons.

cinquième métatarsiens. Il répond par conséquent aux 4e et 5e tarsiens fusionnés. Les deux premiers os de la rangée (1er et 2e tarsiens) ont disparu chez l'adulte ou se sont fusionnés avec les têtes des métatarsiens correspondants et celles-ci arrivent jusqu'au protarse.

Cette disposition spéciale du tarse est liée à la situation particulière qu'occuperait le pied, dans le membre rampant, si elle n'intervenait pas. On a vu que dans ce membre, le tibia est placé sur le bord ventral de la jambe ; si l'autopode qui continue d'habitude la direction du zeugopode

ne subissait aucune modification il toucherait le sol par son bord tibial seulement, ce qui donnerait des résultats très défectueux. Mais il intervient une transformation profonde du pied, dont l'atrophie des premiers tarsiens est l'un des facteurs. En effet, cette atrophie agit comme si l'on avait taillé obliquement la seconde rangée des os du tarse, du bord tibial à son bord péronéal, ce qui rapproche du tibia les premiers métatarsiens et donne à l'axe du pied une direction nouvelle, si bien qu'il ne prolonge plus celui du zeugopode, mais fait avec lui un angle ouvert en avant du côté tibial. Cette modification est complétée par une transformation singulière du cinquième métatarsien, qui, au lieu de rester allongé en baguette est devenu un os court, volumineux, qui passe pour ainsi dire dans la seconde rangée des os du tarse, comme cela se voit particulièrement à la face ventrale (fig. 41 A). D'autre part cet os fait une saillie considérable sur le bord péronéal et sur la face plantaire du pied où il présente une apophyse très marquée située à la base de sa portion distale cylindrique, qui se comporte comme le distum des métatarsiens ordinaires et porte le 5e doigt. La nature de cet os est encore discutée, et Perrin, notamment, le regarde comme le 5e tarsien, mais il paraît préférable de le ranger parmi les métatarsiens car s'il n'en faisait pas partie le doigt qu'il porte ne suivrait pas la règle des autres doigts pour l'accroissement ou la réduction du nombre de ses phalanges. En effet comme sa phalange basale devrait être comptée comme un métatarsien, il n'aurait que 3 phalanges au lieu de 4 et l'on passerait des 5 phalanges du 4e doigt à ce nombre beaucoup plus réduit. La saillie de l'apophyse p antaire du 5e métatarsien complète l'effet cherché par la réduction des tarsiens internes ; elle fournit le pilier péronéal de la voûte transversale constituée par les têtes proximales des métatarsiens et dont celle du premier, munie aussi d'une petite apophyse plantaire forme le pilier tibial, et elle agit comme un talon pour l'appui du pied sur le sol. Il ne faut pas oublier toutefois que ce talon n'a rien à faire avec le calcanéum dont il est absolument distinct.

Muscles. — Les muscles de la partie distale des membres ne nous arrêteront point après ce qu'il en a été dit pour les Urodèles ; il faut seulement faire, à propos de certains muscles du pied, une remarque qui se rattache étroitement à la structure particulière de ce dernier et à la présence de l'articulation intertarsienne. On a vu plus haut que Wilder fait dériver le soléaire des Mammifères du muscle péronéal ventral des Urodèles. Chez les Sauriens, les muscles rapprochés des jumeaux ne se rattachent point à un muscle aussi profond, mais bien plutôt au muscle plantaire. La soudure de la première rangée des os du tarse en une large

pièce immobile sur le zeugopode rend d'ailleurs inutile l'action d'un fléchisseur tarsien ventral inséré sur cette première rangée. Les jumeaux sont des muscles très superficiels, et très variables du reste, formés de deux faisceaux dont l'un, né du condyle tibial du fémur et de la tête du tibia se joint à l'autre, né sur le condyle péronéal, pour former un tendon commun qui s'élargit bientôt et s'épanouit en une aponévrose plantaire qui, du côté tibial, s'insère aux Ier et au IIe métatarsiens, et du côté péronéal au Ve. Ces muscles sont donc des fléchisseurs du pied agissant au-delà de l'articulation intertarsienne et ils diffèrent par conséquent beaucoup de ceux des Mammifères toujours insérés au calcanéum, os péronéal de la première rangée du tarse. Il en est de même chez d'autres Sauropsidés et notamment chez les Crocodiles et chez les Oiseaux.

Les divers angles formés par les segments des membres jouent naturellement un grand rôle, mais ils sont utilisés dans la locomotion d'une manière un peu différente de celle dont ils le sont chez les animaux à membres dressés. Chez ces derniers en effet les muscles maintiennent par leur tonicité les angles des divers segments des membres dans un état moyen d'ouverture dont ils s'écartent peu ; les angles agissent comme des ressorts actifs toujours tendus dans la locomotion, aussi chacun a-t-il un rôle bien déterminé et en même temps une fixité relative correspondant à cette fonction. Chez les Sauriens il n'y a que deux angles qui se comportent un peu de cette façon : l'angle compris entre l'humérus et la ceinture scapulaire, et celui qui est situé entre la jambe et le pied. Le premier a en effet une fixité comparable à celle des angles à ressort, puisque l'humérus ne peut être écarté des flancs de plus de 90°. De même le second, ou angle pédieux, ne peut être ouvert jusqu'à amener le pied dans la continuité de la jambe. Mais à part cette fixité relative, ces deux angles diffèrent beaucoup des correspondants chez les Mammifères, par leur constitution anatomique d'abord, ensuite par leur fonction. La constitution de l'angle zonostylique du membre antérieur se comprendra mieux après l'avoir étudié chez les Mammifères et les différences ressortiront davantage. Quant à l'angle pédieux le fait qu'il siège à l'articulation intertarsienne et non entre le zeugopode et l'autopode indique suffisamment sa nature propre. Enfin au point de vue fonctionnel les angles cubital et prédieux n'agissent point comme des ressorts luttant contre la pesanteur pour supporter le poids du corps et ils ne fonctionnent comme tels que pour s'opposer aux tractions en avant que l'on voudrait exercer sur un Saurien fixé au sol par ses quatre membres.

SECTION II. — CROCODILIENS

Ce sont des animaux rampants dont les membres ressemblent beaucoup à ceux des Sauriens, et en tout cas présentent les mêmes orientations essentielles de leurs divers segments et de leurs axes bitrochléen et bicondylien. Mais d'autre part la structure de leur paroi abdominale et ses rapports avec le bassin sont bien différents de ce que montrent les Sauriens et méritent d'attirer l'attention.

I. Ceinture pelvienne.

Elle ressemble assez au premier aspect à celle des Sauriens. La cavité cotyloïde est placée assez haut, à peu près au niveau de la colonne vertébrale, l'ilion s'articulant avec des côtes sacrées horizontales; il semble y avoir de même deux symphyses : ischiatique et pubienne; mais, à y regarder de près, on remarque sans peine des différences importantes. La cavité cotyloïde n'est point en avant de l'articulation sacro-iliaque, mais entre les deux vertèbres sacrées, de sorte que le point d'appui du bassin sur la colonne n'est pas aussi nettement en arrière que chez les Sauriens. La cavité cotyloïde est, il est vrai, plus près de la première vertèbre sacrée et d'autre part la crète iliaque qui surmonte l'articulation sacro-iliaque se prolonge assez au-delà de la dernière sacrée pour que la partie post-acétabulaire de l'ilion l'emporte de beaucoup sur sa partie préacétabulaire, mais celle-ci existe, quelque faible qu'elle soit, et représente la première indication d'une lame osseuse destinée à se développer fortement chez d'autres Sauropsidés.

Les côtes sacrées sont larges et bien développées. Elles s'appuient directement sur le corps de la vertèbre et laissent voir pendant longtemps la suture qui les unit à ce dernier (fig. 42). Du côté périphérique leur extrémité est taillée en sens inverse de telle façon que l'ilion s'enfonce entre elles comme un coin et ne peut être déplacé ni en avant ni en arrière (fig. 42).

L'ilion forme au-dessus de la cavité cotyloïde comme une aile dont la pointe serait dirigée en arrière (fig. 43); il est creusé d'une fosse pelvienne externe qui se continue sans ligne de démarcation bien distincte sur le squelette, avec la cavité cotyloïde. Celle-ci est ovale, à grand axe horizontal ou légèrement incliné d'arrière en

avant et de haut en bas. Son fond est perforé, sur le squelette sec, par un trou arrondi empiétant assez sur le bord ventral de l'ilion pour subdiviser ce dernier en deux apophyses, l'une antérieure ou pubienne, et l'autre postérieure ou ischiatique. Sur le vivant ce trou n'existe point,

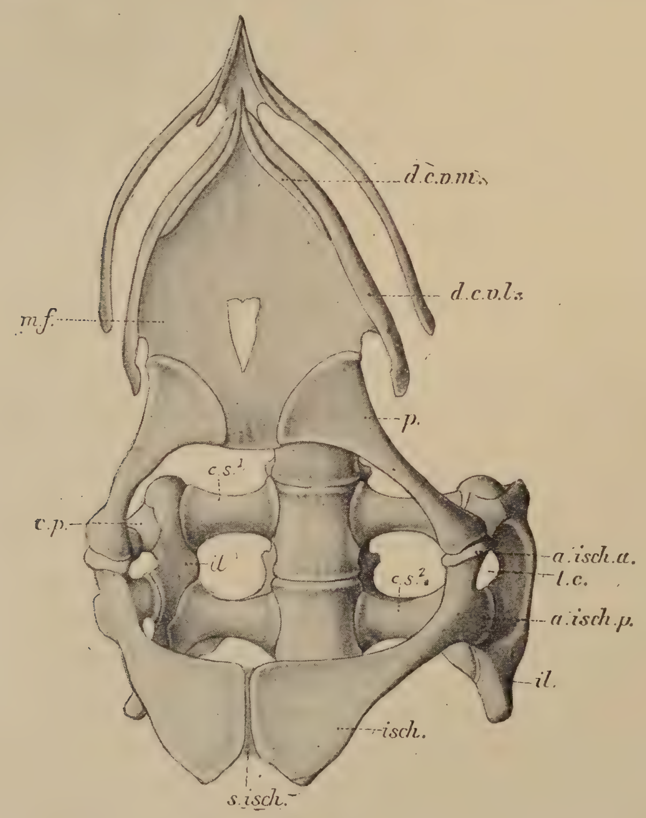


Fig. 42. — *Bassin* de Crocodilus cataphractus, *vu de trois-quart par la face ventrale et du côté gauche de l'animal.*

a. isch. a., apophyse ischiatique antérieure ; — *a. isch. p.*, apophyse ischiatique postérieure ; — *c. p.*, cartilage pubien ; — *c. s*[1], première côte sacrée ; — *c. s*[2], deuxième côte sacrée ; — *d. c. v. m.*, dernière côte ventrale portion médiale ; — *d. c. v. l.*, dernière côte ventrale portion latérale ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *m. f.*, membrane fibreuse ; — *s. isch.*, suture ischiatique ; — *t. c.*, trou cotyloïdien ; — *p.*, pubis.

étant comblé par du tissu fibreux ou par du fibro-cartilage. Le bord antérieur de l'ilion présente deux saillies auxquelles on peut donner le nom d'épines iliaque : antérieure et supérieure ou dorsale et inférieure ou ventrale. Contrairement à ce qui se passe chez les Sauriens, l'ilion fournit à la cavité cotyloïde deux facettes articulaires, répondent chacune à l'une des apophyses sus-indiquées. Entre ces deux facettes la surface de l'os n'est point articulaire et se déprime légère-

ment pour former dans la fosse pelvienne externe une fossette ovale à grand axe vertical (fig. 43) comparable à l'arrière fond de l'acétabulum des Vertébrés supérieurs.

La moitié ventrale de la cavité cotyloïde est constituée par l'ischion et par un cartilage particulier, le *cartilage pubien*, placé entre l'apophyse antérieure de l'ilion et une apophyse également antérieure de l'ischion qui vient se mettre au-dessous de lui. L'ischion comme l'ilion est donc divisé par le trou acétabulaire en deux apophyses dont chacune s'unit directement (la postérieure) ou indirectement par l'extrémité du cartilage pubien (l'antérieure) avec l'apophyse correspondante de l'ilion. La cavité cotyloïde n'est point articulaire dans toute sa surface comme chez les Sauriens, mais seulement à ses deux extrémités antérieure et postérieure. La surface articulaire postérieure est formée par l'union de deux facettes qui se combinent suivant la suture ilio-ischiatique, une supérieure fournie par l'ilion, une inférieure fournie par l'ischion. La surface articulaire antérieure, plus compliquée, est formée en haut par la facette articulaire de l'apophyse antérieure de l'ilion, puis par le cartilage pubien qui en constitue la majeure partie, enfin, pour une faible partie, par le rebord de l'apophyse ischiatique antérieure situé en dedans de l'attache du cartilage pubien.

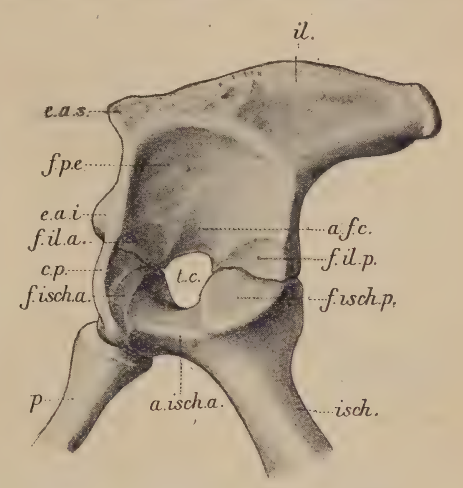


Fig. 43. — *Bassin d'*Alligator sclerops, *moitié gauche, face latérale.*

a. f. c., arrière-fond de la cavité ; — *a. isch. a.*, apophyse ischiatique antérieure ; — *c. p.*, cartilage pubien ; — *e. a. s.*, épine antérieure et supérieure ; — *e. a. i.*, épine antérieure et inférieure ; — *f. il. a.*, facette iliaque antérieure ; — *f. il. p.*, facette iliaque postérieure ; — *f. isch. a.*, facette ischiatique antérieure ; — *f. isch. p.*, facette ischiatique postérieure ; — *f. p. e.*, fosse pelvienne externe ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *p.*, pubis ; — *t. c.*, trou cotyloïdien.

Sur le squelette la cavité cotyloïde est donc bien moins nettement distincte de la fosse pelvienne externe que chez les Sauriens et c'est pourquoi on la confond si souvent avec toute cette dernière comme le montre la figure 44 empruntée à un squelette de *Crocodilus cataphractus*, où le disque articulaire de la tête fémorale, qui est toujours horizontal sur le vivant, est placé verticalement de manière à occuper toute la hauteur de la fosse pelvienne externe. Il est impossible de mieux représenter que par cet exemple les nombreuses luxations réalisées par les

monteurs qui s'obstinent à disposer les membres rampants des Reptiles comme des membres dressés de Mammifères. L'ischion, dirigé en arrière, présente comme on l'a vu deux apophyses cotyloïdiennes au-dessous desquelles il se rétrécit en une tige cylindrique qui se dirige en bas et en arrière en s'élargissant rapidement en une lame qui forme avec celle du côté opposé une large symphyse.

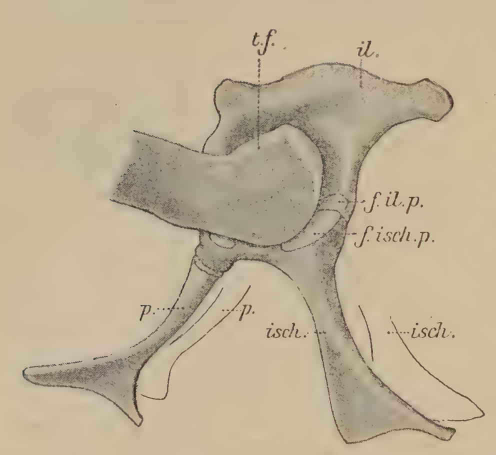


Fig. 44. — *Bassin de* Crocodilus cataphractus, *avec le fémur en position défectueuse, face latérale côté gauche.*

f. il. p., facette iliaque postérieure ; — *f. isch. p.*, facette ischiatique postérieure ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *p.*, pubis ; — *t. f.*, tête du fémur.

L'os regardé généralement comme le pubis offre des dispositions tout à fait particulières. D'abord il n'arrive jamais jusqu'à la cavité cotyloïde, à la formation de laquelle il ne prend aucune part contrairement à la règle, ensuite il s'attache à l'ischion seul et en particulier à son apophyse antérieure à laquelle il est uni par une articulation mobile ; enfin il a des connexions particulières avec les muscles de la paroi abdominale.

En partant de son articulation ischiatique le pubis se dirige surtout en avant, et aussi il est vrai, un peu en dedans, mais jamais d'une façon aussi marquée que chez les Sauriens, si bien qu'il n'existe point de symphyse pubienne. La partie distale du pubis, élargie en une lame flabelliforme, ne s'unit pas à celle du côté opposé et en reste séparée d'habitude par une lame fibreuse plus ou moins étendue (fig. 42). Sur certains squelettes les deux pubis sont bien au contact, mais en regardant de près, on voit qu'il s'agit d'un rapprochement forcé obtenu en tirant sur les extrémités distales du pubis, comme le montre l'écartement du bord externe de leur base, séparé, par suite de cette traction, du support articulaire fourni au pubis par l'ischion.

Le pubis décrit une courbe peu marquée, beaucoup moins forte que celle trouvée chez les Sauriens, et ne peut jamais être divisé comme chez ceux-ci en une branche descendante et une branche horizontale. Il ne possède jamais d'épine pectinée.

Ces particularités, plus ou moins parfaitement reconnues, ont depuis longtemps attiré l'attention et suggéré des interprétations contradictoires de cet os. C'est ainsi que Et. Geoffroy Saint-Hilaire et plus

tard Haughton, l'ont comparé à un os marsupial. J'ai dit qu'on le considère plus communément comme un pubis. Pourtant on ne peut le comparer à la pièce ainsi dénommée chez les Sauriens. Son éloignement de toute participation à la formation de la cavité cotyloïde s'y oppose, comme aussi ses rapports avec les muscles abdominaux que nous allons indiquer maintenant.

Muscles abdominaux. — Ces muscles s'insèrent comme chez les Sauriens au bord caudal de l'ischion et recouvrent l'attache au bassin des muscles ventraux de la cuisse, mais, d'autre part, ils présentent une disposition nouvelle. En effet, ils ne passent pas librement au-dessous de la barre formée par le pubis, mais s'attachent à cette dernière (voy. fig. 46). Les muscles droits, munis d'intersections tendineuses ossifiées, qui sont les côtes ventrales, se divisent en deux parties : l'une, antérieure, qui va du sternum au bord antérieur du pubis légèrement incliné en bas, ventralement, auquel elle s'attache : l'autre, postérieure, allant du pubis au bord caudal de l'ischion. Cette dernière a souvent été décrite comme un muscle distinct, sous le nom de *muscle pyramidal.* Il vaut mieux, comme l'a proposé Gadow, réunir ces deux parties et admettre que les muscles droits, allant du sternum à l'ischion sont interrompus par le pubis qui intercale son bord antérieur et ventral sur leur trajet. Les côtes ventrales sont limitées à la partie antérieure de ce muscle et ne s'observent pas en arrière du pubis.

Il n'y a point de ligament pubo-sciatique. Les muscles droits s'insèrent au bord caudal de l'ischion sur une plus large étendue que chez les Sauriens, les obliques externes (partie antérieure) se jettent dans l'aponévrose des droits et se confondent avec elle en passant en dessous d'une lame musculaire superficielle qui forme le bord latéral des muscles droits et pyramidaux et en dehors de laquelle on aperçoit, dans un plan plus profond, les muscles ventraux de la cuisse. Cette lame, qui s'attache étroitement au bord interne du pyramidal est une portion du *muscle sous-caudien superficiel* de Meckel et s'étend jusque vers le pectoral en avant. La portion postérieure de l'oblique externe vient s'attacher d'une part à l'épine iliaque antérieure et inférieure, d'autre part à la base du pubis près de son articulation avec l'ischion. Entre ces deux insertions elle forme une arcade crurale sous laquelle passent les muscles venus de la face dorsale du plancher pelvien. En dehors de l'appui qu'il donne aux muscles abdominaux, le pubis des Crocodiles sert, comme celui des Sauriens, à l'insertion des muscles pubo-ischio-fémoraux internes et externes, de sorte qu'il a une double fonction, celle de soutien des muscles de la paroi abdominale, dans lesquels il est en partie englobé et

celle d'attache pour les muscles du membre. Comment expliquer la disposition nouvelle de cet os, différente à la fois de celle des Lézards et de celles des Urodèles ?

Sur les squelettes bien montés on voit que la dernière côte ventrale, précédant immédiatement le pubis offre la même direction et presque la même forme que cet os (fig. 42). En effet au lieu d'être plus ou moins cylindrique, comme celles qui la précèdent, cette côte s'aplatit et s'élargit en lame comme le pubis lui-même, si bien que l'on peut se demander si, pour fournir l'attache craniale des muscles pelvi-cruraux, la nature n'a pas employé, en la modifiant un peu, une pièce déjà existante, c'est-à-dire une côte ventrale située en arrière de celle regardée actuellement comme la dernière. La portion moyenne de cette côte ventrale aurait donné le pubis, sa portion médiale qui s'unit dans les paires précédentes à celle du côté opposé aurait disparu et ainsi s'expliquerait l'absence de symphyse. On comprendrait en même temps que le prétendu pubis ne participe pas à la formation de la région articulaire du bassin parce qu'il n'est point issu de cette dernière, point central de formation de toutes es parties de la ceinture se rattachant vraiment au membre.

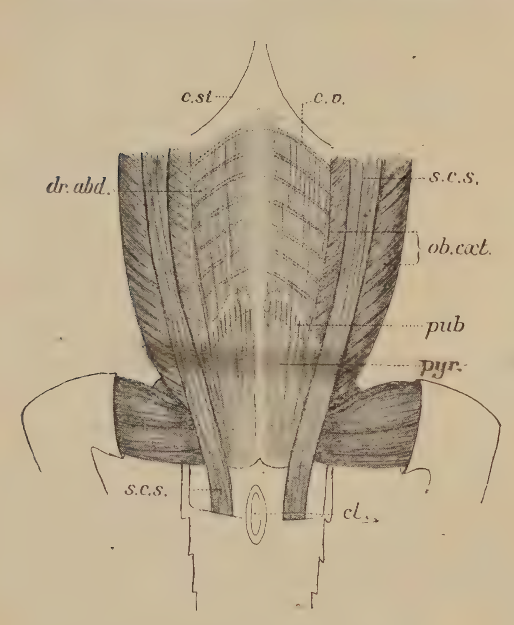


Fig. 45. — Crocodilus vulgaris *jeune, muscles abdominaux, face ventrale.*

cl., cloaque ; — *c. st.*, côte sternale ; — *c. v.*, côte ventrale ; — *dr. abd.*, droit de l'abdomen ; — *ob. ext.*, oblique externe ; — *pub.*, pubis ; — *pyr.*, pyramidal ; — *s. c. s.*, sous-caudien superficiel.

D'autre part il était nécessaire, pour la solidité de l'attache des muscles pelvi-cruraux, que le pubis s'appuyât sur une partie plus fixe que la paroi abdominale et c'est ainsi qu'il a pu s'articuler avec l'ischion dont la dernière côte ventrale était d'ailleurs peu éloignée. L'articulation mobile du pubis sur l'ischion est peut être aussi utilisée dans un mécanisme respiratoire dont nous dirons un mot car il est étroitement lié à la structure de la paroi abdominale.

On sait que Rathke a décrit comme diaphragme chez le Crocodile

un muscle plat et mince, placé sous le péritoine et formant une sorte de tronc de cône ou d'entonnoir dont le sommet est attaché au bord cranial du bassin et dont la base va se perdre sur les parois tant dorsale que ventrale de l'abdomen. Ce diaphragme est formé naturellement de deux moitiés, droite et gauche, présentant chacune une portion ventrale attachée au pubis et à la dernière côte ventrale, une portion dorsale insérée au bord précotyloïdien de l'ilion. De ces insertions, ce muscle se porte en avant en se plaçant immédiatement sous le péritoine, tandis qu'il est moins étroitement en rapport avec les muscles de la paroi abdominale auxquels il n'est que faiblement uni par une nappe de tissu conjonctif très lâche (*c. gl.* fig. 46). Cette nappe de glissement s'étend sur

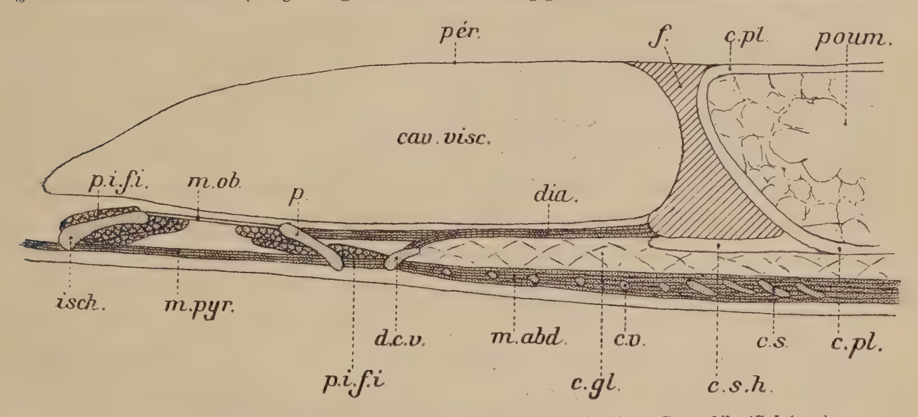


Fig. 46. — *Coupe parasagittale de la cavité abdominale d'un Crocodile* (Schéma).
cav. visc., cavité viscérale ; — *c. gl.*, couche de glissement ; — *c. pl.*, cavité pleurale ; — *c. s. h.*, cavité sous-hépatique ; — *c. s.*, côte sacrée ; — *c. v.*, côte ventrale ; — *d. c. v.*, dernière côte ventrale ; — *dia.*, diaphragme ; — *isch.*, ischion ; — *f.*, foie ; — *m. abd.*, muscles abdominaux ; — *m. pyr.*, muscles pyramidaux ; — *m. ob.*, membrane obturante ; — *p.*, pubis ; — *per.*, péritoine ; — *p. i. f. i.*, pubo-ischio-fémoro interne ; — *poum.*, poumon.

toute la partie de la paroi ventrale située en avant du pubis et se poursuit même dans la région pectorale, si bien que, lorsqu'on ouvre le tronc avec précaution, elle se sépare aisément de la paroi ostéo-musculaire de ce dernier et laisse retomber le péritoine sur les viscères auxquels il forme comme un voile. Le diaphragme accolé au péritoine, s'observe alors aisément, et il est facile de voir ses attaches au bord antérieur du pubis, dorsalement aux muscles droits, et à la face dorsale de la dernière côte ventrale.

Du côté droit, où les rapports du péritoine avec les viscères sont plus simples, le diaphragme et le péritoine qui le suit étroitement s'attachent fortement au bord caudal du foie, puis le péritoine se sépare de nouveau de la face ventrale du foie sur une certaine étendue, laissant entre elle et lui une petite cavité en forme de fente (cavité sous-hépatique), sur

laquelle le foie peut se déplacer en glissant. Près du bord cranial du foie le péritoine se soude de nouveau à cet organe, fermant ainsi en avant la petite cavité sous-hépatique dont nous venons de parler. Au-delà de cette nouvelle adhérence hépatique il redevient libre pour le rester définitivement désormais, et il passe dans la plèvre pariétale qui le continue.

Par suite la cavité pleurale est fermée en arrière, la face craniale du foie et le ligament qui ferme en avant la cavité sous-hépatique formant à ce niveau sa paroi postérieure ou caudale. Il est bien évident que le diaphragme peut tirer le foie en arrière et augmenter l'étendue de la cavité pleurale y déterminant un vide très favorable à la dilatation du poumon. Est-ce que la mobilité du pubis sur l'ischion pourrait favoriser l'action du diaphragme en permettant au muscle pyramidal d'imprimer au pubis un léger mouvement en arrière qui déplacerait un peu dans le même sens les insertions du diaphragme ? Je ne puis rien dire à ce sujet. Mais l'essentiel de ce qui vient d'être exposé réside dans les rapports singuliers des muscles abdominaux avec une pièce (le pubis) décrite d'habitude avec la ceinture pelvienne et qui paraît bien n'avoir été rattachée que secondairement à cette dernière.

A l'appui de l'interprétation proposée ici, et qui regarde le pubis comme une côte ventrale, je citerai encore ce fait que le muscle pubo-ischio-fémoral interne s'attache non seulement au pubis, mais encore à la dernière côte ventrale, comme l'a indiqué jadis Meckel et comme je l'ai observé aussi chez un jeune *Crocodilus vulgaris* .Cette insertion singulière, pour un muscle du membre postérieur, est tout à fait en faveur de l'interprétation proposée sur la nature du pubis, en montrant que ce dernier se comporte sous ce rapport comme la dernière côte ventrale.

Il ressort en tous cas de ces faits que la différenciation de la région pelvi-abdominale a suivi chez les Crocodiliens une toute autre marche que chez les Sauriens et quelle a dû se produire sur une paroi ventrale tout autrement constituée, formant un matériel évolutif différent.

Muscles de la racine du membre postérieur. — Les muscles du bassin offrent à la fois certaines différences et des ressemblances incontestables avec ceux des Sauriens. L'absence des ligaments pubo-sciatique et ilio-sciatique fait que tous prennent insertion sur le cadre osseux pelvien exclusivement. Les muscles du groupe pubo-tibial des Sauriens manquent ou prennent leur insertion sur l'ilion et non au pubis comme le fait en particulier l'ambiens. Von Huene, qui a mis en évidence ce caractère, s'en sert avec raison pour différencier le pubis des Crocodiles de celui des Sauriens, mais les rapports de cet os avec la paroi abdominale sur lesquels nous avons insisté sont encore plus importants. Ils montrent

la différence profonde qui sépare ces deux groupes, car le fait pour un os d'être enchassé dans l'épaisseur de la paroi du corps, pièce capitale de l'organisation primitive, ou d'en être indépendant et séparé, témoigne d'une divergence essentielle dans le développement pour les deux cas.

D'autre part, la disposition des muscles offre de grandes ressemblances chez les Sauriens et chez les Crocodiliens, parce qu'ils ont à remplir la même fonction, c'est-à-dire à mouvoir horizontalement le fémur d'avant en arrière. Pour cela ils sont groupés en masses horizontales ou très voisines de cette direction, et dans lesquelles les pubo-ischio-fémoraux interne et externe placés sur les faces viscérale et cutanée du plancher pelvien ont une grande part. Le distum fémoral étant aussi dans le plan horizontal, les muscles qui se portent vers lui ou vers le proximum du zeugopode, en partant du plancher pelvien ou de l'ilion, sont également horizontaux car leurs origines ne sont pas assez écartées soit en dessus soit en dessous de la cavité cotyloïde pour leur donner une obliquité sensible. La masse musculaire du bassin et de la cuisse est donc avant tout aplatie de haut en bas et ramassée dans le plan horizontal de mouvement du membre.

II. Ceinture pectorale.

La ceinture pectorale des Crocodiles est bâtie sur le même plan général que celle des Sauriens, c'est-à-dire qu'elle se substitue en avant du sternum, à la partie ventrale déficiente du thorax avec lequel elle forme une cage zono-thoracique. Elle présente cependant quelques particularités qu'il faut signaler.

Le scapulum est bien développé tandis que le suprascapulum est peu étendu. Le coracoïde consiste en une pièce unique, aplatie, en forme de plaque étranglée en sablier en son milieu et élargie à ses deux extrémités. L'extrémité médiale, prolongée chez le jeune par un épicoracoïde réduit, s'articule latéralement avec le sternum qui se poursuit en avant d'elle et la sépare complètement du coracoïde de l'autre côté contrairement à ce qui se passe chez les Sauriens où les épicoracoïdes se croisent sur la ligne médiane sur laquelle manque le sternum, à leur niveau. L'extrémité latérale du coracoïde s'articule avec le scapulum par une large suture horizontale sur le bord caudal de laquelle se trouve la cavité glénoïde, en forme de selle à grand-axe dorso-ventral, mais dont le bord supérieur est plus développé que chez les Sauriens. Ce bord est évidemment beaucoup plus portant que son correspondant chez les Sauriens, et il permet au membre antérieur de soulever au-dessus du sol l'avant train, beaucoup plus lourd, de ces animaux, lorsqu'ils veulent se dresser

dans un mouvement analogue à celui décrit à la page 94. Le scapulum et le coracoïde se prolongent assez loin en avant de la cavité glénoïde qui est ainsi rejetée à l'arrière de la ceinture, contrairement à l'acétabulum du pelvis.

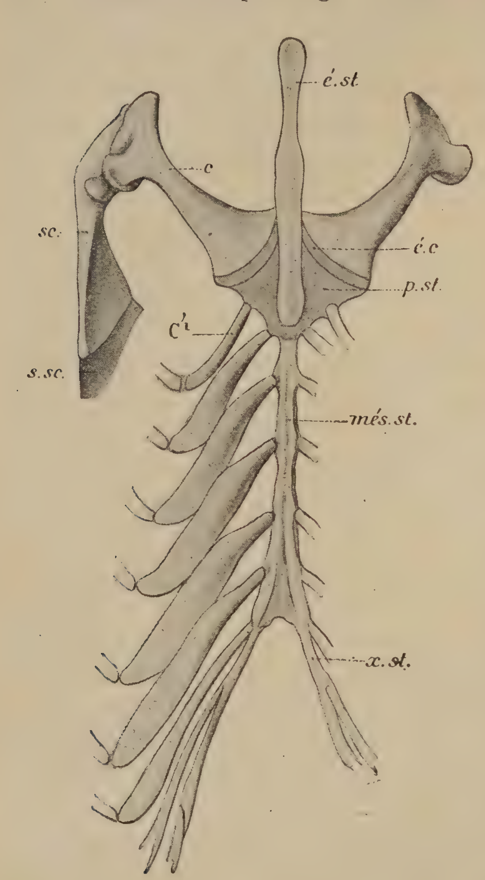


Fig. 47. — *Ceinture pectorale de* Crocodilus cataphractus, *face ventrale.*

c., cotyle ; — C'1, première côte sternale ; — *é. c.*, épicoracoïde ; — *é. st.*, épisternum ; — *més. st.*, mésosternum ; — *p. st.*, présternum ; — *sc.*, scapulum ; — *s. sc.*, suprascapulum ; — *x. st.*, xiphisternum.

Le sternum est long et divisé en deux parties; l'une antérieure, plus large, intercalée entre les deux coracoïdes et qui porte en arrière de ceux-ci deux côtes seulement, c'est le présternum de W. K. Parker. L'autre partie, postérieure, plus étroite (mésosternum) reçoit un plus grand nombre de côtes (trois à cinq, plus les fausses côtes), sa partie caudale se divise en deux branches pour les fausses côtes et a reçu le nom de xiphisternum. La partie antérieure du sternum s'arrête au niveau du bord cranial des coracoïdes, mais elle est continuée en avant de ceux-ci par une tige saillante, formée par l'épisternum, situé à sa face ventrale, et qui se poursuit en arrière, jusqu'à la moitié postérieure du sternum.

Entre la pointe craniale de l'articulation scapulo-coracoïdienne et l'épisternum s'étend, chez l'embryon, une membrane fibreuse qui comble tout l'intervalle compris entre eux et le coracoïde en arrière. Cette membrane représente évidemment la portion antérieure, fenêtrée, de la ceinture des Sauriens. Elle offre à son bord cranial un épaississement considéré par Hoffmann comme représentant la clavicule, mais qui ne s'ossifie jamais, de sorte que cet os manque. Chez l'adulte la membrane fibreuse dont il vient d'être question perd son individualité en se confondant plus ou moins avec les divers fascias intermusculaires de son voisinage.

Tandis que chez les Sauriens la ceinture se substitue au thorax sur une longueur répondant aux trois ou quatre premières côtes, chez les Crocodiles elle ne répond qu'à deux côtes seulement, celles de la 8e et de la 9e vertèbres, qui représentent en réalité les deux premières dorsales. Il y a donc sept vertèbres cervicales, toutes pourvues de côtes, il est vrai, mais celles-ci se distinguent aisément par leur forme des deux premières

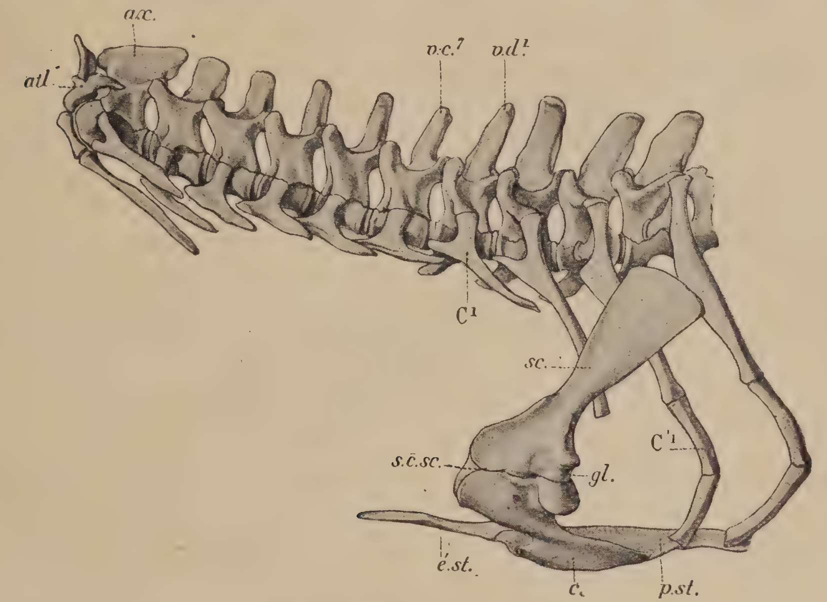


FIG. 48. — *Cou et ceinture pectorale d'*Alligator sclerops, *face latérale.*

atl., atlas ; — *ax.*, axis ; — *c.*, coracoïde ; — C1, première côte ; — C'1, première côte sternale ; — *é. st.*, épisternum ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *p. st.*, présternum ; — *s. c. sc.*, suture coraco-scapulaire ; — *sc.*, scapulum ; — *v. d*1, première vertèbre dorsale ; — *v. c*7, septième vertèbre cervicale.

dorsales. En effet, les côtes des trois premières cervicales (atlas, axis et la vertèbre suivante) sont droites, longues et dirigées d'avant en arrière, les quatre suivantes ont la forme d'un croissant dont les pointes, peu différentes l'une de l'autre, sont à peu près horizontales et s'imbriquent avec celles des côtes voisines, prenant sur elles un point d'appui et leur fournissant appui à leur tour. La première côte dorsale vraie se distingue par l'allongement de sa pointe caudale qui est trois fois plus longue que la craniale et se dirige nettement du côté ventral, comme une côte ordinaire.

Le faible développement dans le sens antéro-postérieur de la plaque ventrale de la ceinture (absence de procoracoïde), est évidemment en rapport avec le fait que la partie de paroi thoracique atrophiée répond

au territoire des deux premières côtes dorsales seulement au lieu de s'étendre comme chez les Sauriens sur un plus grand nombre de ces dernières.

Comme le squelette zono-thoracique la musculature présente quelques différences avec celle des Sauriens, mais il n'est pas besoin de les signaler car elles n'apportent aucun éclaircissement aux questions que nous examinons ici.

Rapports des ceintures avec la cavité générale. — Les rapports de la cavité générale avec les ceintures sont, d'une manière générale, les mêmes que chez les Sauriens. Même prolongement de la cavité péritonéale en arrière de l'ischion par deux culs-de-sac entourant l'extrémité craniale du cloaque, mêmes rapports de la cavité viscérale en avant. Toutefois ses limites sont, de ce côté, moins nettes que chez les Sauriens, d'une part à cause de l'absence de clavicules qui ne permet pas de les marquer pour ainsi dire de l'extérieur, et ensuite à cause du recul du cœur, entraîné en arrière avec le péricarde qui l'enveloppe, de telle façon que le bord cranial de la cavité péricardique est situé au niveau du bord caudal du plastron sterno-coracoïdien, bien en arrière par conséquent de la position qu'il occupe chez les Sauriens. Comme, de chaque côté, l'extrémité craniale des cavités pleurales occupe la même situation que chez ces derniers, c'est-à-dire arrive jusqu'au bord correspondant de la cage zono-thoracique, il semble que dans la portion moyenne du thorax, la région accœlomique formée par le cou se soit prolongée en arrière. De fait il y a, entre les deux cavités pleurales et le bord cranial du péricarde une masse compacte formée par la trachée, l'œsophage et les muscles prévertébraux. Tous ces organes sont étroitement accolés entre eux par du tissu conjonctif lâche, sans l'interposition d'aucun cul-de-sac cœlonique pour les séparer les uns des autres. Cette disposition dépend sans doute du développement énorme des muscles prévertébraux nécessité par les fonctions de la tête qui devient un instrument de préhension extraordinairement fort. Ces muscles occupant la place réservée d'habitude au cœur, ce dernier a dû reculer vers l'abdomen ainsi que la portion du cœlome qui l'environne.

III. Membres

Les membres ressemblent beaucoup à ceux des Sauriens en tant qu'ils ont la même orientation et le même fonctionnement. Leurs autopodes cependant montrent des différences assez grandes qui les carac-

térisent très nettement, et qui soulignent les relations génétiques très différentes des deux groupes.

Membre antérieur. — Les tubérosités latérale et médiale du proximum de l'humérus sont moins saillantes que chez les Lézards, surtout la dernière. Toutefois la tubérosité latérale est continuée par une crête deltoïde très forte et très saillante, qui se relie à elle par un relief peu marqué. Les condyles huméraux gardent pendant longtemps à leur

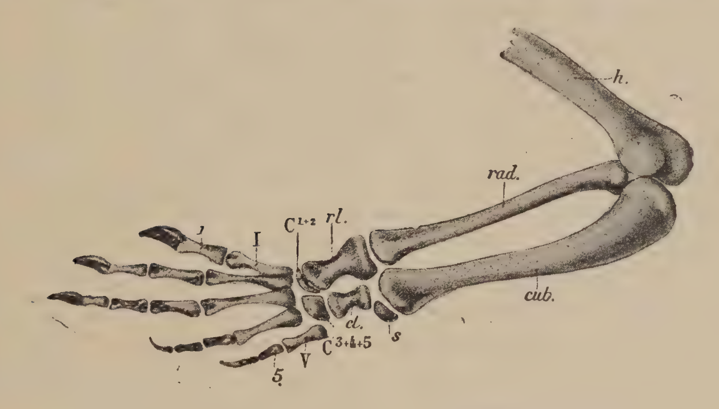


Fig. 49. — *Membre antérieur de* Crocodilus cataphractus.

C1+2, premier et deuxième carpiens ; — C3+4+5, troisième, quatrième et cinquième carpiens ; — *cl.*, cubital ; — *cub.*, cubitus ; — *h.*, humérus ; — *rad.*, radius ; — *rl.*, radial ; — *s.*, sésamoïde ; — I, V, premier, cinquième métacarpiens ; — 1, 5, premier, cinquième doigts.

surface une couche de cartilage beaucoup plus épaisse que chez les Lézards, de sorte que, sur les squelettes secs, leur forme est moins bien définie et moins bien conservée. Cette persistance de l'état cartilagineux qui se manifeste en bien d'autres points (sternum, bassin, etc.,), est un caractère archaïque qui contraste fortement avec d'autres caractères indiquant au contraire un haut développement (fermeture des cavités pleurales, séparation complète des ventricules cardiaques, etc., etc.). Pas plus que l'avant-bras des Sauriens, celui des Crocodiles n'est susceptible de véritables mouvements de pronation.

La constitution du carpe est assez particulière. La première rangée de ses os comprend seulement deux os canoniques, un radial très gros, en forme de phalange ou de sablier, un cubital de même aspect, mais plus court et qui circonscrit avec le premier un trou arrondi traversant le carpe de part en part. Il n'y a pas d'intermédiaire, ce qui rappelle la structure des Lézards où cet os est rudimentaire, déplacé et représenté seulement par un nodule cartilagineux. Sur le côté cubital et ventral

de cette première rangée, là où le cubital s'appuie sur le distum du cubitus existe un os sésamoïde répondant sans doute au pisiforme.

La seconde rangée paraît contenir seulement deux os aplatis ou lenticulaires, placés l'un vers le bord radial et en rapport avec les deux premiers métacarpiens, l'autre vers le bord cubital et supportant les trois derniers de ces rayons. Le premier représente le central et les deux premiers carpiens fusionnés, le second les trois derniers carpiens.

L'articulation zeugo-autopodique est peu mobile et le mode d'union des os de la première rangée du carpe avec le radius et le cubitus interdit à cette articulation tous mouvements latéraux. La première rangée carpienne forme à cause de la longueur de ses os un segment bien distinct dont l'axe fait avec celui du zeugopode un angle peu prononcé, ouvert du côté cubital, à cause de la plus grande longueur de l'os radial. Les mouvements de flexion du dernier segment du membre sont ainsi reportés principalement dans l'articulation carpo-métacarpienne.

Les quatrième et cinquième métacarpiens ainsi que les doigts correspondants sont beaucoup moins forts que les trois autres, bien que d'une longueur proportionnée à la leur, et ils manquent souvent de griffes.

Gegenbaur a attiré l'attention sur cette réduction de la partie cubitale de la main et l'a comparée à celle que l'on observe à un plus haut degré encore chez les Oiseaux.

Membre postérieur. — Les deux premiers segments du membre postérieur ne présentent avec ceux des Sauriens que des différences peu importantes et qu'il n'est pas nécessaire de rapporter ici, mais il n'en est pas de même pour l'autopode qui est très particulier et muni de quatre doigts seulement, le cinquième manquant. La première rangée du tarse n'est pas formée d'une pièce unique résultant de la fusion des divers os, mais de deux os distincts ; l'un médial, l'autre latéral. Le premier est regardé comme formé par la soudure du tibial, de l'intermédiaire et du central. On peut l'appeler *astragale*. L'autre représente un seul os, le péronéal ou *calcanéum*.

La seconde rangée est formée, chez les animaux développés, de deux pièces seulement encastrées, en forme d'un coin à base latérale, entre le protarse et le métatarse. Elles répondent aux trois derniers os tarsiens, c'est-à-dire la plus médiale au 3e, la plus latérale aux 4e et 5e tarsiens (Gegenbaur). Les deux premiers tarsiens sont représentés chez l'embryon par une lame cartilagineuse continue avec le troisième tarsien et qui va s'amincissant graduellement jusqu'au bord interne du pied où elle disparaît. Sur le bord péronéal on trouve en arrière de la 2e rangée tarsienne une pièce comparable à celle qui existe au même point chez

les Sauriens et que Gegenbaur regarde aussi comme homologue au Ve métatarsien. Pour d'autres (Hoffmann) cette dernière représenterait véritablement le 5e tarsien, l'os considéré comme formé par la soudure du 4e et du 5e répondant au 4e tarsien seul. Quoiqu'il en soit, il y a ici la même section oblique du tarse que chez les Sauriens. Cette section rapproche beaucoup plus du tibia que du péroné la ligne formée par la tête des métatarsiens et elle répond évidemment à la même nécessité de ramener en dedans l'axe du pied. Mais en dehors de ce trait commun avec les Sauriens, il y a des différences importantes, qui méritent d'autant plus d'attention qu'elles ont trait au calcanéum, que l'on a voulu rapprocher de celui des Mammifères.

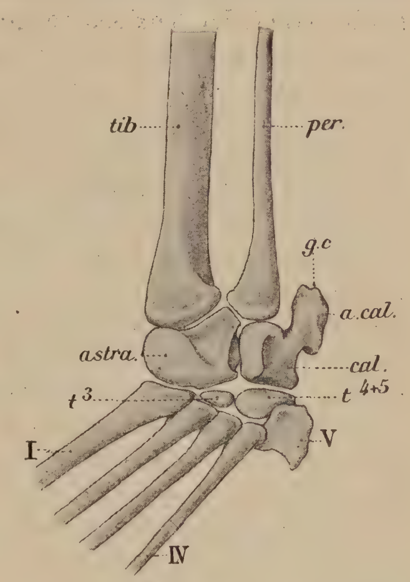


Fig. 50. — *Articulations du pied* de Crocodilus cataphractus, *vu de trois-quarts par les faces antérieure et latérale.*

a. cal., apophyse calcanéenne ; — *astra.*, astragale ; — *cal.*, calcanéum ; — *g. c.*, gouttière calcanéenne ; — *per.*, péroné ; — *tib.*, tibia ; — t^3, troisième tarsien ; — t^{4+5}, quatrième et cinquième tarsiens ; — I à V, premier à cinquième métatarsiens.

L'astragale s'articule non seulement avec le tibia, mais aussi avec le péroné, par une facette latérale et supérieure bien marquée répondant évidemment à l'os intermédiaire et qui s'appuie largement sur le bord interne de la tête du péroné (fig. 50). Cette articulation astragalo-zeugopodique est immobile et ne permet aucun déplacement de l'astragale sur la jambe. Les principaux mouvements, qui se passent au niveau de l'astragale, s'effectuent sur sa face distale, qui forme un condyle saillant pour l'avant-pied, et ils sont accomplis par ce dernier seul. Le calcanéum, vu latéralement, a la forme d'un demi-disque dont la circonférence regarde en avant et en haut, tandis que sa corde, ou son diamètre, est articulé avec la deuxième rangée des osselets du tarse. Sur son côté caudal ce demi-disque porte une apophyse saillante creusée à sa face postérieure d'une gouttière assez profonde, dirigée de haut en bas suivant la longueur de l'apophyse elle-même. Le bord circulaire du disque calcanéen s'articule avec le péroné sur lequel il roule par toute sa circonférence, de telle manière que celle-ci est en rapport avec le zeugopode, tantôt par son extrémité dorsale et postérieure lorsque le pied

est étendu sur la jambe, tantôt au contraire par son extrémité ventrale et inférieure lorsqu'il est fortement fléchi. Ce mouvement de rotation du calcanéum s'opère en prenant appui d'une part sur une facette latérale de l'astragale qui lui sert comme de pivot, d'autre part sur le péroné. La deuxième rangée du tarse et le cinquième métatarsien qui la prolonge en dehors sont unis d'une manière ferme avec le calcanéum dont ils suivent tous les mouvements, de sorte que lorsque celui-ci se déplace il entraîne avec lui le pied. Il n'y a donc pas ici, comme chez les Sauriens, une articulation intertarsienne simple siégeant à l'interligne qui sépare les deux rangées d'osselets du tarse, mais une ligne articulaire compliquée, en forme de Z renversé (*Z*), et qui comprend une partie supérieure horizontale, formée par l'articulation du péroné avec la circonférence du calcanéum, une partie moyenne verticale, représentée par l'interligne compris entre l'astragale et le calcanéum, et enfin une dernière partie, horizontale comme la première, mais médiale au lieu d'être latérale, et fournie à la fois par l'extrémité distale de l'astragale arrondie en poulie de roulement, et par la moitié interne de l'avant-pied, constituée elle-même par le 3e tarsien, une partie de la tête du IIe métatarsien et la tête du premier. Cette articulation, jointe à la présence de la gouttière calcanéenne, permet certains mouvements du pied bien plus parfaits et bien plus souples que ceux effectués dans l'articulation intertarsienne des Lézards.

Ces mouvements peuvent être produits par les gastrocnémiens et les muscles qui leur sont associés dans le tendon d'Achille, mais indépendamment des muscles fléchisseurs, plus profonds, et qui sont réservés aux mouvements réclamant plus de force, comme ceux qui se produisent dans la marche sur le sol. Les gastrocnémiens fournissent, comme chez les Sauriens, l'aponévrose plantaire, et notamment la partie de cette dernière qui va s'attacher au bord plantaire et médial du premier métatarsien ; mais en même temps ils donnent, conjointement avec un faisceau du muscle péronier postérieur qui en fournit l'autre moitié, la moitié d'un tendon volumineux, le tendon d'Achille, qui passe sur la gouttière calcanéenne et va s'attacher au bord externe du cinquième métatarsien. La gouttière calcanéenne, fortement saillante en arrière, puisqu'elle occupe la partie la plus postérieure de l'apophyse du calcaneum, sert au tendon d'Achille de poulie de renvoi, lui permettant d'agir sur l'avant-pied avec beaucoup plus d'efficacité qu'il ne pourrait le faire s'il glissait simplement sur le sommet de l'angle pédieux, non prolongé par cette apophyse, et il est très probable que ce tendon seul entre en action dans les mouvements légers de nage. L'animal plongé dans l'eau, et lorsqu'il ne veut pas faire de grands déplacements, toujours

obtenus à l'aide de sa queue, peut se déplacer légèrement en manœuvrant seulement ses avant-pieds à peu près comme le fait un Cygne se mouvant lentement dans un bassin. Si en effet on tire sur le tendon d'Achille d'un Crocodile encore muni de ses parties molles, on est frappé de la ressemblance qu'il y a entre les mouvements ainsi produits et ceux de la patte d'un palmipède. Les muscles jumeaux des Crocodiles sont donc construits sur le plan général de ceux des Sauropsidés, ce sont avant tout des muscles plantaires et s'attachant assez en avant sur le pied (têtes des métatarsiens), au lieu de s'insérer sur l'os péronéal, dans la première rangée du tarse. L'apophyse calcanéenne loin d'être comme une première indication de celle des Mammifères est une formation toute différente par laquelle la patte s'adapte à la fonction de la nage lente, et qui entraîne en même temps la modification tout à fait spéciale, et unique chez les Sauropsidés, de l'articulation intertarsienne.

En dehors de cette particularité l'angle pédieux des Crocodiliens se comporte comme celui des Sauriens, c'est-à-dire n'agit point à la façon d'un ressort tendu, comme il le fera chez les Mammifères, mais son sommet, dirigé en arrière, sert d'appui aux muscles fléchisseurs des doigts qui, en même temps qu'ils agissent sur ces derniers, contribuent aussi puissamment à la flexion de l'ensemble de l'avant-pied, utile dans la marche terrestre. Il arrive même parfois que la flexion ainsi produite est assez forte pour renverser en haut la face plantaire, la face dorsale du pied venant toucher le sol. J'ai observé cette position singulière de pied chez un gros Alligator qui s'était traîné en dehors de son bassin. Il est bien probable que dans son habitat ordinaire, cet animal rendu plus vif par un climat plus approprié, n'aurait pas gardé cette position gênante et aurait bien vite remi son pied à sa place normale. J'ai tenu néammoins à signaler cette observation parce qu'elle permet d'expliquer certaines reconstructions invraisemblables d'animaux fossiles récemment proposées. Abel, dans sa Paléobiologie des Vertébrés, admet comme normale chez *Mastodonsaurus giganteus*, ce renversement de faces de l'autopode (fig. 145); or il me semble impossible de comprendre comment un tel membre pourrait fonctionner, ses autres parties restant dans leur situation ordinaire, car tous les fléchisseurs de la jambe et du pied ou des doigts, qui jouent un si grand rôle dans la marche en appuyant fortement le pied sur le sol, ne pourraient point, dans cette position, remplir cette fonction et la marche serait impossible. Il est probable qu'il y a eu, dans les cas ayant conduit à cette conception de la position du pied, un renversement exagéré et accidentel, analogue à celui qui a été rapporté ci-dessus.

Comme au membre antérieur la partie latérale ou péronéale du pied

subit une réduction assez marquée ; le 4e doigt est beaucoup plus mince que les autres, bien qu'il conserve une longueur proportionnelle à celle des autres doigts ; le 5e est totalement absent à moins qu'il ne soit représenté par la pointe saillante qui prolonge, dans le sens des autres doigts, la pièce considérée comme le cinquième métatarsien.

SECTION III. — CHÉLONIENS

Les Chéloniens sont des Sauropsidés très anciens et très spécialisés. Leur tronc, court, se développe en revanche beaucoup dans le sens transversal, de manière à prendre une forme globuleuse plus ou moins aplatie. Les membres et leurs ceintures se placent d'abord, comme chez les autres Tétrapodes vers les extrémités du tronc et sur la face externe de ce dernier. Mais la carapace squelettique commençant à se former dans la région moyenne (fig. 51), s'étend ensuite secondairement vers les extrémités du tronc en recouvrant les ceintures qui semblent ainsi placées dans l'intérieur de sa cavité et par suite de la cavité thoracique puisque les côtes sont confondues avec la carapace. En réalité il n'en est rien, comme l'a montré Rathke, d'après le développement, mais la peau qui revêtait les ceintures se trouvant entraînée loin en avant ou en arrière d'elles par l'accroissement du bouclier dorsal ou du plastron ventral continus avec elle, s'attache finalement sur les bords internes des orifices de l'enveloppe osseuse réservés au passage des membres et donne l'illusion que les ceintures sont profondément enfouies dans la cavité du corps.

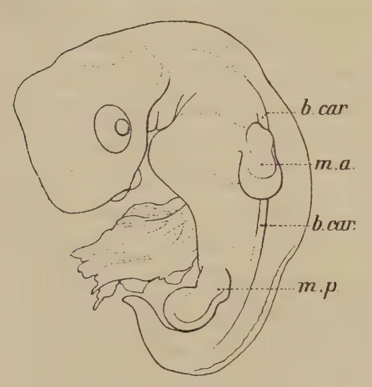


Fig. 51. — *Embryon de* Trionyx japonicus d'après Mitsukuri.

b. car., bord de la carapace ; — *m. a.*, membre antérieur ; — *m. p.*, membre postérieur.

De tels changements s'accompagnent forcément de modifications du squelette ou des muscles et les membres sont astreints à une direction particulière. En avant le bras doit se diriger du côté cranial pour trouver l'orifice de la carapace par lequel il pourra sortir. Aussi l'humérus, contrairement à la règle, doit être tourné en avant, si bien qu'il semble avoir effectué, dans le plan horizontal, un déplacement de 180° pour amener son distum en avant, en partant de la situation exactement

inverse. En réalité le mouvement produit n'est pas aussi considérable parce qu'il ne part pas d'un point de départ aussi différent. Le bras de l'embryon au moment où commence le changement de direction caractéristique des membres des Tortues est bien dirigé en arrière, mais il n'est pas étroitement accolé au flanc comme l'est par exemple celui d'un Mammifère ongulé. Par conséquent l'angle qu'il décrira n'atteint pas, il s'en faut, 180° ; mais si l'on compare sa situation définitive à celle de l'humérus d'un Mammifère, la différence entre elles est bien cellelà. Ainsi disposé l'humérus se meut surtout dans le plan horizontal, décrivant un angle peu étendu qui lui permet de porter son distum un peu en dehors et en arrière en partant d'un point situé un peu en dedans et en avant. La faiblesse de ce déplacement antéropostérieur, compensée il est vrai quelque peu par les mouvements de l'avant-bras, est la cause de la lenteur bien connue de la marche de ces animaux. La disposition du bassin rappelle celle des Sauriens, en ce que la symphyse pubienne est aussi très nettement séparée de la paroi abdominale au dessus de laquelle elle passe librement. La lame ventrale de l'ischion a sa moitié caudale dirigée verticalement en bas pour venir s'appuyer et se confondre, au moins par union ligamentaire, avec la paroi abdominale représentée par le plastron. La différence de niveau entre la lame pubienne de la symphyse et le bord ventral de l'ischion est beaucoup plus marquée que chez les Sauriens et très frappante lorsqu'on examine le bassin par sa face ventrale.

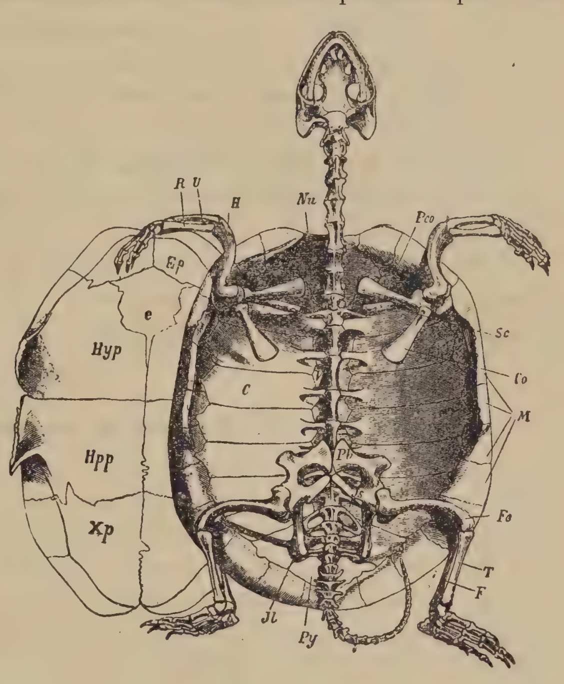


FIG. 52. — Cistudo lutaria. *Squelette vu d'en dessous, le bouclier ventral enlevé*, d'après ZITTEL.

C., plaque costale ; — *Co.*, coracoïde ; — *e.*, entoplastron ; — *Ep.*, épiplastron ; — *F.*, péroné ; — *Fe.*, fémur ; — *H.*, humérus ; — *Hyp.*, hypoplastron ; — *Il.*, ilion ; — *Is.*, ischion ; — *M.*, plaques marginales ; — *Nu.*, plaque nuchale ; — *Pro.*, procoracoïde ; — *Pu.*, pubis ; — *Py.*, plaque pygale ; — *R.*, radius ; — *Sc.*, scapulum ; — *T.*, tibia ; — *U.*, ulna (cubitus) ; — *Xp.*, xiphiplastron.

Au membre postérieur il n'y a point une opposition aussi grande entre le fémur des Chéloniens et celui des autres Sauropsidés. Seule l'excursion de son distum en avant de la cavité cotyloïde est plus limitée, mais néanmoins le genou peut-être dirigé un peu en avant si bien que les deux membres au lieu d'être divergents à leur racine sont plutôt parallèles ou comme on dit, *isotropes*, disposition d'ailleurs défavorable à la marche et qui, jointe au fait que le centre de gravité est près du bord caudal du polygone de sustentation, détermine la vacillation bien connue des Tortues terrestres marchant. Comme l'humérus, le fémur ne décrit qu'un faible mouvement angulaire qui porte son distum d'avant en arrière d'une quantité un peu supérieure à celle que peut atteindre l'humérus.

En dehors de ces traits communs à tous les Chéloniens, il faut examiner à part les Tortues terrestres et les marines, dont les membres ont des orientations un peu différentes.

1. Tortues terrestres.

Les Tortues terrestres rentrent dans la catégorie des animaux semi-rampants, on pourrait dire à membres transversaux si la direction craniale de leur humérus ne paraissait s'y opposer. Mais cette opposition n'est qu'apparente et c'est bien du type transversal que ces membres se rapprochent le plus. En effet aux deux membres le zeugopode est vertical et soulève l'animal au-dessus du sol de toute sa hauteur. Chez la Tortue grecque, que nous prendrons pour type (fig. 53), la face primitivement dorsale du stylopode reste également dorsale aux deux membres ; elle porte une tête arrondie, munie d'un col et qui vient se placer dans la cavité glénoïde ou dans la cavité cotyloïde qui regardent quelque peu en bas, surtout la dernière, pour pouvoir surmonter la tête articulaire et pour supporter le corps. Il semble donc que le stylopode a gardé dans ce cas la disposition primitive, sauf que sa tête au lieu d'être terminale est passée sur sa face dorsale, transformation facile à expliquer si l'on réfléchit que dans ces animaux la cavité articulaire des ceintures est devenue portante et doit supporter le poids assez lourd des viscères et de l'enveloppe osseuse du corps.

Membre antérieur. — Au membre antérieur la ceinture est formée de trois pièces : l'une dorsale vient s'appuyer contre la colonne vertébrale, c'est le scapulum ; les deux autres ventrales s'appuient contre le plastron. Le scapulum fournit la plus grande partie de la cavité glénoïde

qui est dirigée en dehors, en avant, contrairement à ce que nous avons vu jusqu'ici, et un peu en bas, du côté ventral, de manière à être portante. A sa partie ventrale avant de former la facette de la glénoïde qui lui appartient, le scapulum émet un prolongement dirigé en dedans et qui constitue la plus craniale des deux pièces ventrales de la ceinture. Cette pièce est habituellement considérée comme le *procoracoïde*, mais certains auteurs, tenant compte de ce qu'elle n'est jamais séparée du scapulum par une suture, la regardent comme une simple apophyse de ce dernier, comme un *acromion*. D'autres l'ont comparée à la *clavicule*.

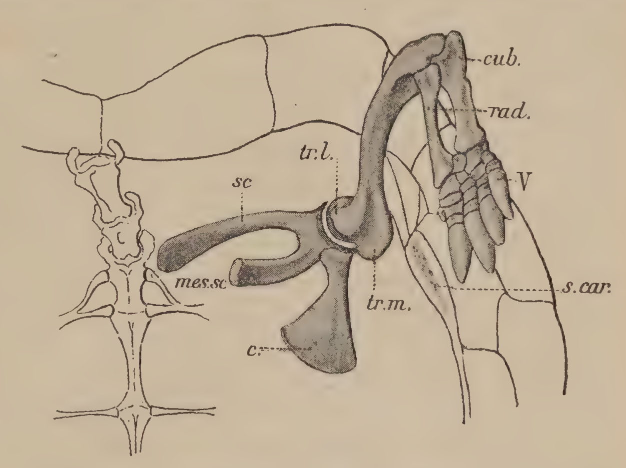


FIG. 53. — Testudo graeca. *Ceinture pectorale et membre antérieur gauche, face ventrale.*

c., coracoïde ; — *cub.*, cubitus ; — *mes. sc.*, mésoscapulum ; — *s. car.*, section de la carapace ; — *sc.*, scapulum ; — *tr. l.*, trochanter latéral ; — *tr. m.*, trochanter médial ; — *rad.*, radius ; — V., cinquième doigt.

Étant donnée sa continuité parfaite avec le scapulum, on peut admettre qu'elle répond à la barre osseuse qui existe au devant de cet os chez beaucoup de Sauriens, et qui limite ventralement la fenêtre scapulaire (*mésoscapulum* de W. K. PARKER). Le coracoïde, toujours bien séparé du scapulum par une suture, est un os triangulaire dont le sommet, tronqué, forme la partie postérieure de la cavité glénoïde, tandis que sa base, tournée vers la ligne médiane ventrale, s'arrête toujours avant d'arriver à cette dernière, et ne s'unit jamais au coracoïde opposé, contrairement à la règle. Corrélativement à la direction craniale de la cavité glénoïde le coracoïde a son grand axe dirigé en sens inverse de ce qu'il est chez les Sauriens. En effet cet axe ne va pas de dedans en dehors et en arrière comme chez ces derniers, mais bien de dedans en dehors et *en avant*.

Les deux extrémités médiales du procoracoïde et du coracoïde s'appuient sur le plastron sternal ; elles sont réunies entre elles par un ligament qui ferme la fenêtre comprise entre ces deux os (fig. 54).

L'humérus présente une courbure contenue dans un plan vertical de telle façon que la plus grande partie de la face dorsale est convexe,

tandis que la ventrale est concave ; comme sa tête glénoïdienne est située sur le proximum de la face dorsale à qui elle est reliée par un pédicule assez étroit, elle forme à l'extrémité de l'os, sur son côté dorsal, une nouvelle courbure qui, ajoutée à la convexité de sa diaphyse, donne à l'ensemble de l'humérus la forme d'un S ; mais ces courbures sont très inégales, celle qui répond à l'articulation scapulaire étant de beaucoup plus petite. Au-dessous du condyle proximal, sur la face ventrale de la diaphyse, se trouvent deux crêtes saillantes, circonscrivant entre elles une gouttière profonde. La plus petite située sur le bord médial et antérieur a reçu le nom de *trochanter latéral ;* la plus grande, placée sur le bord latéral et postérieur a reçu celui de *trochanter médial.* Ces noms qui paraissent à première vue incorrects puisqu'ils s'appliquent à des parties ayant la situation inverse de celle qu'ils expriment, se justifient cependant au point de vue comparatif, parce qu'ils traduisent l'homologie de chacune de ces saillies. En effet, si l'on se rappelle le déplacement du coude dans le sens cranial, dont il a été question plus haut, on verra que le processus situé maintenant en dedans répond bien en réalité au trochanter latéral et mérite le même nom. Il faut toutefois prendre garde que ces processus, pas plus que les formations correspondantes jusqu'ici signalées, ne répondent point exactement aux trochanters huméraux de l'anatomie humaine parce qu'ils comprennent en plus de ces derniers les crêtes d'insertions, devenues très saillantes et confondues plus ou moins avec eux de muscles comme le grand pectoral et le grand dorsal qui n'ont rien à faire avec les trochanters huméraux chez l'Homme. Le processus médial est toujours le plus développé, ce qui s'explique parce qu'il donne insertion aux muscles rétracteurs et abaisseurs du bras, (grand rond, sous-scapulaire et grand dorsal, ce dernier attaché à côté du trochanter médial) qui tirent celui-ci en arrière et en dehors en même temps qu'ils l'appliquent plus fortement contre le sol en l'abaissant, et qui produisent le déplacement correspondant du corps sur la cavité glénoïde.

Le processus latéral, plus faible, donne attache au grand pectoral et au deltoïde qui ramènent en dedans le membre après son écartement maximum,pendant la levée au-dessus du sol, à un moment où le travail à produire est bien moins considérable. La tête distale de l'humérus est tournée légèrement du côté ventral, elle est mousse et arrondie, et les deux condyles, qu'elle porte, très peu saillants, sont à peine séparés l'un de l'autre par un léger sillon. L'avant-bras des Tortues terrestres a une orientation tout à fait singulière. Ses deux os sont parallèles entre eux, et situés dans un plan parallèle au plan de symétrie du corps, mais le cubitus est placé en avant (il est plus cranial), le radius en arrière

(plus caudal). Cette situation n'est pas bien rendue dans la figure 53, qui représente le zeugopode trop de face, c'est-à-dire dans le plan horizontal qui est celui du dessin. L'autopode qui suit le zeugopode et le prolonge régulièrement, sans flexion dans aucun sens, est également dans un plan parasagittal, sa face dorsale regardant en dedans, du côté du plan de symétrie, sa face palmaire en dehors. Le pouce, atrophié dans l'individu dessiné, est situé en arrière, le petit doigt en avant. Dans la marche l'animal s'appuie sur l'extrémité de ses doigts, d'ailleurs courts, réunis sous la peau, et dont la phalange onguéale seule est libre. La progression, dans ce qu'elle regarde le membre antérieur, est obtenue à la fois par le léger déplacement du coude d'avant en arrière qui coïncide avec son écartement de la ligne médiane, et ensuite par la fermeture de l'angle cubital qui, ouvert lorsque le membre se portait en avant, se referme et tire après lui l'humérus et le corps en prenant appui sur la pointe des doigts. On a déjà signalé plus haut l'inversion de la cavité glénoïde qui contrairement aux cas étudiés jusqu'ici, regarde un peu en avant .Cette orientation nouvelle est indispensable étant donnée celle du bras, mais il faut la retenir comme une preuve que dans les changements qui interviennent dans les membres, ce ne sont pas seulement ces derniers qui subissent des modifications, mais la ceinture elle-même. Si l'on se souvient maintenant que la ceinture n'est point seulement une pièce basilaire d'appui pour le membre, mais qu'elle est en rapport avec la forme du tronc, à la musculature de qui elle fournit des attaches variables suivant les types, on comprendra que des changements aussi importants que l'orientation nouvelle de sa cavité articulaire, entraînant forcément des redistributions des lignes de force formées par les différents os, ne sont point des modifications légères et superficielles facilement obtenues par l'effet d'un fonctionnement un peu différent de ce qu'il est dans la règle, mais qu'elles exigent pour se produire un concours dans le mode d'accroissement et de développement des diverses parties, qui ne peut être réalisé que chez l'embryon. On verra d'ailleurs au chapitre du développement qu'il en est bien ainsi.

Membre postérieur. — Au membre postérieur le fémur ressemble assez bien à l'humérus, le zeugopode est également vertical, mais il garde sa disposition primitive le tibia en avant, le péroné en arrière. L'autopode est légèrement fléchi sur la jambe de manière à former un angle pédieux, d'ailleurs peu mobile, et il présente, à un faible degré, la disposition décrite chez les Lézards, (réduction de volume des tarsiens du bord tibial, augmentation de ceux du bord péronéal). Il repose sur le sol par la face plantaire formant un appui plus large qu'à la main.

En résumé chez les Tortues terrestres les membres se meuvent à la manière des membres transversaux, leur stylopode restant toujours dans un plan horizontal, et leur zeugopode étant vertical. Mais les divers types voisins présentent dans leurs détails des différences importantes. Celles-ci sont surtout marquées dans les Tortues de marais où, tout en restant un bon instrument de locomotion terrestre l'autopode s'adapte à la nage. Chez l'Emysaure, par exemple, l'avant-bras n'a plus ses deux os dans le plan parasagittal, mais dans un plan transversal, le radius en dedans le cubitus en dehors. L'autopode est plus ou moins fléchi sur l'avant-bras et, dans la marche terrestre, il peut être posé à plat sur le sol à peu près comme la main d'un Mammifère plantigrade, tandis que dans la nage il bat l'eau d'avant en arrière grâce à la fermeture et à l'ouverture alternatives de l'angle cubital. Il offre en même temps des mouvements de rotation ou d'inclinaison qui se produisent, soit dans la tête humérale arrondie, soit au niveau du coude entre le radius et le cubitus. Ces mouvements permettent le dégagement des faces de la main, qui se met dans le plan parasagittal pour laisser filer l'animal, puis se replace ensuite perpendiculairement à cette direction, en vue de prendre sur l'eau un nouvel appui.

2. Tortues marines.

Les Tortues marines se rapprochent davantage du type rampant parce que leurs membres présentent l'orientation horizontale qui caractérise ces derniers, et que, dans la vie aquatique notamment, l'angle stylo-zeugopodique est à peu près toujours horizontal. Seule l'inclinaison sur le plan horizontal de leurs autopodes est plus marquée que chez les Sauriens ; mais comme les deux derniers segments du membre sont toujours réunis chez eux en une seule formation fonctionnelle, la rame, le zeugopode n'a jamais la position verticale qu'il offre chez les semi-rampants et le tout se rapproche de l'orientation horizontale.

Membre antérieur. — Chez *Chelonia imbricata*, l'humérus est droit et non incurvé comme chez les Terrestres ; son condyle proximal n'est plus aussi nettement placé sur la face dorsale de l'os, mais il est plutôt terminal, en même temps que placé sur le bord radial de l'os, de telle façon que celui-ci ne tourne pas sa face ventrale en dessous, ventralement, comme chez les Tortues terrestres, mais en dehors ou latéralement (fig. 54).

La cavité glénoïde, ouverte en dehors et en avant, est peu portante.

L'avant-bras a une situation singulière : la tête du cubitus est en dehors — comme elle doit l'être si l'on se rappelle la rotation de 180° effectuée par le distum huméral et qui renverse forcément la position ordinaire des parties, — la tête du radius est en dedans, mais de là le corps de cet

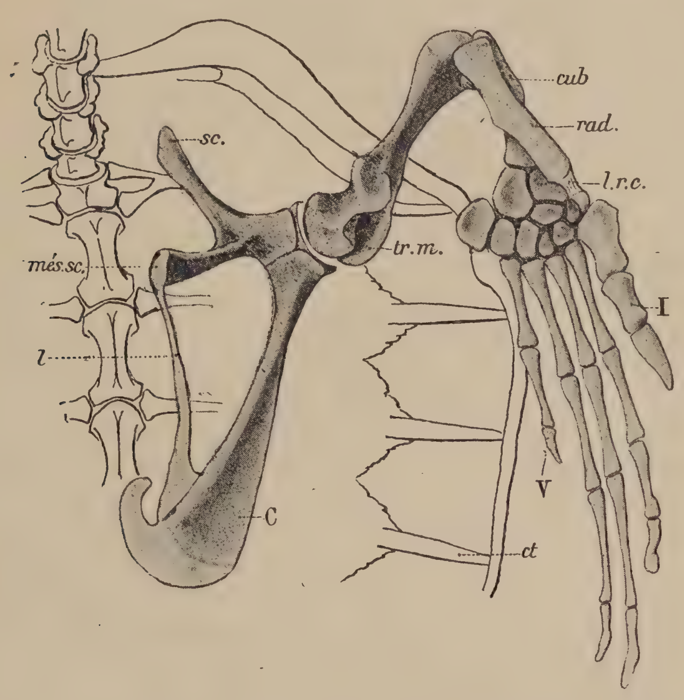


Fig. 54. — Chelonia imbricata. *Ceinture pectorale et membre antérieur gauche, face ventrale.*
C., coracoïde ; — *cub.*, cubitus ; — *ct.*, côte ; — *l.*, ligament ; — *l. r. c.*, ligament radio-carpien ; — *més. sc.*, mésoscapulum; — *rad.*, radius; — *sc.*, scapulum; — *tr. m.*, trochanter médial; — I et V, premier et cinquième doigts.

os se porte en dehors, croise plus ou moins le cubitus, et son distum se place sur le bord externe du membre, entraînant avec lui la main dont la face palmaire est ainsi ventrale, la face volaire étant tournée en arrière ou du côté dorsal. On peut dire que l'avant-bras a tourné de 180° sur son axe longitudinal puisque le bord radial de la main, qui devrait être en dedans, est maintenant en dehors. On pourrait aussi exprimer les choses en disant que l'avant-bras et la main, en pronation chez tous les quadrupèdes, ont été mis ici en supination si les choses n'étaient pas compliquées par deux conditions principales : la première, l'inversion de l'humérus et les conséquences qu'elle entraîne, c'est-à-dire l'inversion des os du zeugopode dans le coude par rapport aux plans

du corps; la seconde, la manière dont cette supination s'est opérée. Chez l'Homme et les Singes supérieurs, en effet, la supination et la pronation sont des mouvements réalisables uniquement parce que la main est portée par le radius seul avec lequel elle peut tourner autour de l'apophyse styloïde du cubitus. Partout ailleurs le cubitus porte une partie de la main et ces mouvements ne sont plus possibles.

Ici, dans le cas de *Chelonia*, le distum du radius, il est vrai, s'est déplacé en dehors, mais ce n'est pas cela qui a entraîné la main à renverser du côté ventral sa face palmaire tournée du côté dorsal lorsque les os du zeugopode étaient parallèles, car la main n'est pas supportée par le radius qui ne lui est attaché que par un ligament, mais bien par le cubitus qui est seul en rapport avec elle. Il a donc fallu, pour amener la position décrite chez *Chelonia*, que le cubitus lui-même subisse une torsoin sur son axe longitudinal, à la suite de quoi son extrémité distale avec la main qu'elle porte, ont été retournées ou déplacées de 180°. Comme chez les embryons, au début, la main peut être dite en position de demi pronation, le bord radial étant tourné cranialement, si nous admettons que cette situation primitive a été conservée pendant le déplacement du bras, il est clair que, ce déplacement achevé, le bord radial se serait trouvé tourné du côté caudal. Comme il est en réalité externe ou latéral, il faut admettre qu'il a tourné en dehors de 90° une fois le déplacement de l'ensemble achevé, ou que, se déplaçant moins que l'humérus, il est resté de 90° en arrière sur lui. Tous ces chiffres ne doivent point, bien entendu, être pris dans un sens absolu, car on ne sait pas encore qu'elle est la situation exacte du membre au moment où il commence son mouvement d'inversion en avant, mais il faut les donner pour permettre de se rendre compte des changements qui interviennent dans les rapports des parties au cours de leur développement.

L'entrecroisement des deux os du zeugopode et surtout le fait que le radius descend plus bas que le cubitus, font qu'il ne peut y avoir aucun mouvement de flexion ni d'extension entre le zeugopode et l'autopode et que ces deux segments n'en font physiologiquement qu'un, dont tous les grands mouvements, d'ailleurs eux-mêmes assez limités, se font seulement au niveau du coude. Dans tout le reste de son étendue il y a bien de légers déplacements des pièces squelettiques les unes sur les autres, notamment dans les lignes articulaires carpo-métacarpienne et interphalangées, mais ils sont extrêmement limités. La rame natatoire s'étend du coude au bout des doigts, d'une seule venue, les doigts étant réunis sous une peau commune, sauf l'extrémité onguéale du pouce qui est libre. Nous verrons d'autres exemples d'adaptation à la nage où la rame sera formée d'une autre manière, soit qu'elle dérive de

l'autopode seul (Pinnipèdes), soit qu'elle englobe en plus du zeugopode le stylopode lui-même (Cétacés).

Membre postérieur. — Au membre postérieur le fémur est également droit. Sa tête, arrondie, est placée sur la face dorsale de l'os qui est dirigé horizontalement conservant la position primitive, c'est-à-dire perpendiculaire à l'axe du corps avec son bord tibial dirigé en avant, le péronéal en arrière. Le zeugopode est peu plié sur le fémur, l'angle stylo-zeugopodique est très ouvert, le genou est légèrement en avant comme le coude, mais moins que lui. Le tibia est en avant (cranialement) le péroné en arrière. Le pied, tout en gardant certains caractères de celui des Tortues terrestres, et notamment la réduction des tarsiens internes qui amène la formation de l'angle pédieux, en diffère cependant en ce que les os de la première rangée du tarse ne se fusionnent pas en une seule pièce, mais forment deux os : un tibio-intermédiaire et un péronéal. Le métatarse et les doigts s'écartent les uns des autres et s'allongent pour former une rame, mais beaucoup moins longue qu'à la main. Le gros orteil, plus fort, a son extrémité séparée des autres doigts et saillante. Dans la nage la rotation du membre tout entier sur son axe longitudinal permet de présenter à l'eau les faces de la rame de la manière qu'il convient .L'appui sur l'eau est donné lorsque la face plantaire regarde ventralement et caudalement à la fois, le bord tibial étant plus bas que le péronéal. Le genou paraît moins mobile que le coude, et malgré que la présence de l'angle pédieux ramène un peu en avant le bord tibial du pied, au lieu de le laisser continuer parfaitement le bord du zeugopode comme cela se produit à la main, la rame pédieuse est formée comme celle du membre antérieur par le zeugopode et l'autopode physiologiquement confondus.

La marche sur le sol s'obtient par un procédé un peu particulier. L'appui du membre antérieur se fait par le distum huméral, par tout le bord radial et aussi un peu par la face palmaire de la rame formée par le zeugopode et l'autopode réunis. Le déplacement produit n'est que celui de l'extrémité distale de l'humérus de sorte que, dans ce cas, la marche est assurée par le mouvement d'un seul levier osseux, le stylopode. Partout ailleurs la marche résulte de la combinaison de deux leviers osseux au moins, le stylopode et le zeugopode articulés angulairement l'un sur l'autre comme chez les Siréniens et les Pinnipèdes, par exemple, animaux marins venant aussi à terre, où ils se meuvent lourdement. Au membre postérieur, chez *Chelonia*, la marche terrestre comporte bien une participation des mouvements du zeugopode sur le stylopode, mais celle-ci est peu importante, l'angle

poplité n'ayant que des mouvements de faible étendue. Bien que leur appareil locomoteur soit mal approprié à la marche terrestre, les Tor-

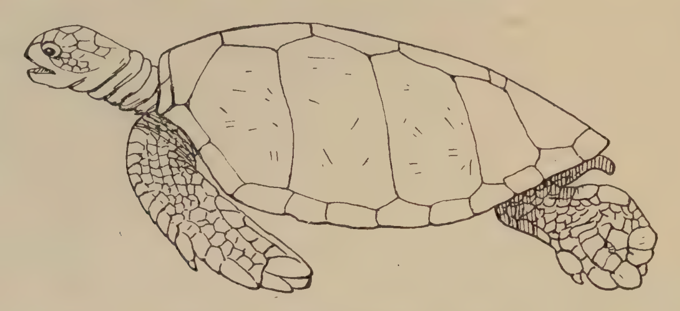


Fig. 55. — Thalassochelys caretta.
d'après Durand de Gros.

tues marines mises à terre regagnent l'eau avec une rapidité qui surprend ceux qui l'observent pour la première fois et qui ne l'auraient pas soupçonnée d'après la structure des membres.

SECTION IV. — REMARQUES SUR QUELQUES REPTILES FOSSILES

Les animaux dont il va être question maintenant ne peuvent être séparés des Reptiles. Mais comme ils ne comportent que des êtres disparus, forcément beaucoup moins connus que les formes actuelles, et que d'autre part ils présentent une structure compliquée par laquelle ils se rapprochent des Vertébrés les plus élevés, il sera sans doute bon de ne lire ce qui les concerne qu'après avoir étudié l'appareil locomoteur des autres Tétrapodes vivants. La structure des Oiseaux loin de s'expliquer par celle des Dinosauriens aide certainement à la mieux comprendre et la connaissance de l'aile des Chauves-Souris n'est point inutile pour saisir celle des Ptérodactyles.

Article I. — Dinosauriens.

Les Dinosauriens forment un groupe extrêmement important, de la valeur d'une sous-classe, riche en formes et dont on connaît assez de restes pour pouvoir faire une comparaison suffisante de leur structure avec celle des autres Sauropsidés.

Bien que leurs différents types soient bien distincts et séparés les uns

des autres par des caractères très importants, la communauté de l'allure dressée qu'ils offrent tous a entraîné dans l'appareil locomoteur des ressemblances assez grandes pour qu'il soit possible de l'envisager seulement dans les principaux types sans entrer dans des descriptions particulières.

Ceinture pelvienne. — Le bassin des Dinosauriens se présente sous deux formes bien différentes : premièrement avec une structure assez voisine de celle observée chez les Sauriens, secondement avec une disposition rapprochée de celle des Oiseaux.

Le premier mode se rencontre chez les Sauropodes et chez les Théropodes réunis pour cela sous le nom de Saurischiens, le second se trouve chez les Ornithopodes, les Stégosauridés et les Cératopsidés, réunis sous le nom d'Ornithischiens.

a) *Saurischiens.* — Chez ces animaux le bassin comporte toujours deux branches ventrales, pubis et ischion, réunies chacune à sa similaire sur la ligne médiane par une symphyse et s'écartant à peu près également de la verticale abaissée de l'acétabulum sur le sol, de manière à former comme les côtés d'un triangle isocèle, ainsi qu'elles le font chez les Sauriens. Toutefois ce triangle est beaucoup plus haut que chez ces derniers, c'est-à-dire que les branches descendantes du pubis et de l'ischions ont beaucoup plus longues, donnant à la partie sous-cotyloïdienne du bassin une plus grande hauteur (fig. 56).

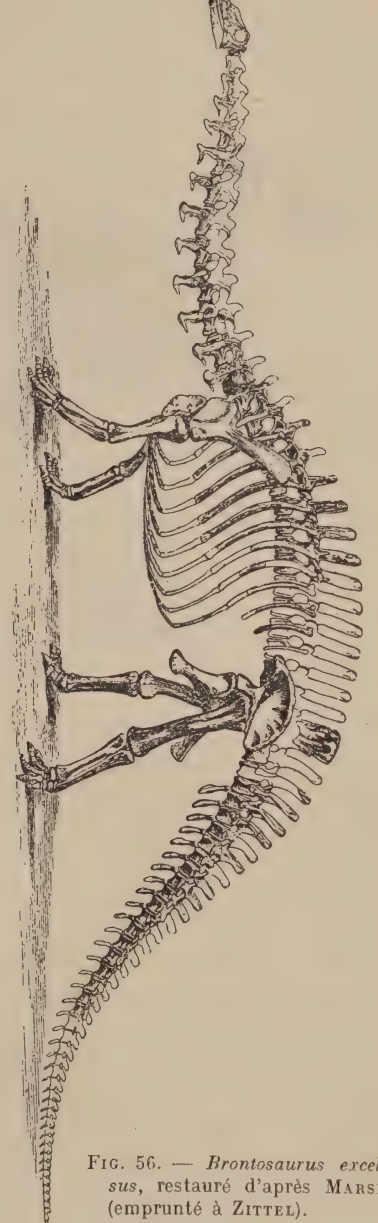


Fig. 56. — *Brontosaurus excelsus*, restauré d'après Marsh (emprunté à Zittel).
Type de Saurischien quadrupède.

Les symphyses sont étroites bien qu'elles portent souvent, chez les

Théropodes, un prolongement qui semble destiné à fournir un point d'appui sur lequel l'animal faisait reposer son corps, pendant le stationnement, ainsi qu'on peut le penser d'après certaines empreintes laissées sur le sol.

Chez les Sauropodes la symphyse pubienne est formée par la rencontre, sous un angle assez aigu, des extrémités distales du pubis, renflées en fortes tubérosités et qui ne s'affrontent que par une surface étroite. La symphyse ischiale est aussi relativement beaucoup plus étroite que chez les Sauriens et les Crocodiles.



Fig. 57. — *Bassin de* Morosaurus grandis (Marsh) *vu d'en avant*, d'après Zittel.

a., première vertèbre sacrée ; — *b. c. e.*, côtes sacrées ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *n. c.*, canal neural ; — *p. b.*, pubis ; — *p.*, dernière vertèbre sacrée.

Cette disposition est tout à fait différente de celle des Sauriens, en ce sens qu'elle donne un plancher pelvien très réduit par rapport à celui de ces derniers. Mais il y a en outre entre ces deux bassins d'autres différences. Le bord cranial épais et rugueux de la symphyse pubienne chez les Sauropodes donne sans doute attache aux muscles abdominaux, la paroi abdominale se termine à leur niveau et le cœlome ne se poursuit en arrière que sous la forme de culs-de-sac plus ou moins réduits. La cavité abdominale est donc dans ce cas beaucoup moins développée, toutes choses égales d'ailleurs que dans les Ornithischiens. Chez les Saurischiens, quelle que soit leur allure, quadrupède à membres dressés (fig. 56) ou bipède (fig. 62), la même forme de bassin se rencontre.

Dans les deux cas le bassin présente les différences suivantes avec celui des Sauriens : l'ilion, aplati latéralement, s'élargit dans sa partie dorsale de manière à présenter une partie préacétabulaire, et une partie postacétabulaire, cette dernière généralement plus développée, surtout chez les bipèdes. Cet élargissement de l'ilion est en rapport avec l'attache de cet os a un plus grand nombre de vertèbres sacrées (de trois à sept), ce qui donne une bien plus grande solidité au bassin et lui permet de résister à la lourde charge qu'il supporte, le poids du corps se faisant

sentir beaucoup plus énergiquement sur le bassin lorsque les membres dressés soulèvent le corps au-dessus du sol que dans la marche rampante.

A cause de la saillie prononcée des parties pré-et postacétabulaire, il y a un col de l'ilion, mais il est très court et constitue plutôt un étranglement qu'un col véritable ; l'acétabulum est placé très haut, son fond est perforé sur le squelette sec. La portion iliaque du bassin a une hauteur très faible ; sa portion ventrale est au contraire fortement développée au moins pour ce qui regarde la longueur des branches descendantes du pubis et de l'ischion, car le plancher pelvien est plus faible, plus réduit transversalement et ne forme point un plan osseux horizontal — fenêtré par le trou obturateur — aussi largement développé que chez les Sauriens.

La réduction du plancher pelvien est sans doute en rapport avec celle des muscles propres à ce plancher, ou plutôt avec la transposition de leurs attaches pelviennes, à cause de l'allure dressée de ces animaux, sur d'autres points du bassin. On verra plus loin ce qui doit s'être passé.

b) *Ornithischiens.* — Le nom appliqué à ces animaux indique que leur bassin se rapproche de celui des Oiseaux, et en effet, comme dans ce dernier, les branches ventrales, pubis et ischion, au lieu de se diriger en bas, du côté ventral, ainsi qu'elles le faisaient chez les animaux examinés jusqu'ici, se dirigent horizontalement en arrière.

L'ilion présente la même forme que chez les Saurischiens, c'est-à-dire celle d'une large lame dorsale plus ou moins verticale dressée au-dessus de l'acétabulum, mais il est généralement plus développé et ses parties préacétabulaires et postacétabulaire, cette dernière surtout, sont de dimensions plus considérables. La cavité cotyloïde est arrondie, son fond est perforé ; elle est placée haut, la partie iliaque du bassin étant réduite, son bord dorsal présente parfois une apophyse ilio-fémorale comme chez les Oiseaux.

Les parties ventrales du bassin présentent une disposition toute nouvelle. En effet, le pubis, à partir de la cavité cotyloïde dont il forme une partie, se divise en deux branches. L'une, antérieure, comprimée latéralement, se dirige en avant et un peu en bas, mais en même temps en dehors et ne se prolonge jamais vers sa similaire du côté opposé pour se réunir à elle en une symphyse. Cette branche pubienne *ou prépubis* (*pubis antérieur*) a été comparée par Bunge et Mehnert au pubis des Oiseaux, parce que dans l'embryon de ces derniers le pubis offre comme elle une direction postéro-antérieure. Marsh la regardait comme répondant à l'épine ilio-pubique des Oiseaux. Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de ces comparaisons.

L'autre branche du pubis (*postpubis*) s'écarte de la racine de la branche antérieure au-dessous de l'acétabulum, et se dirige en arrière en formant avec la branche antérieure un angle d'un peu plus de 90°. Elle a la forme d'une baguette cylindrique, grêle, légèrement courbe, qui se place parallèlement au bord ventral de l'ischion et le suit sur une certaine longueur. L'espace qui la sépare de l'ischion est étroit et en forme de fente. A



Fig. 58. — *Iguanodon Bernissartense* (Boulenger) 1/60 gr. nat. d'après Dollo. *co.*, coracoïde ; — *is.*, ischion ; — *p.*, prépubis ; — *p. p.*, postpubis ; — *sc.*, scapulum ; — I.-V., rayons digitaux.

une faible distance de la cavité cotyloïde, l'ischion envoie vers la branche postérieure du pubis une apophyse qui se place en dehors d'elle et la dépasse légèrement, sans toutefois se confondre avec elle, et qui sépare ainsi la portion antérieure de la fente inter-ischio-pubienne en la transformant en un orifice particulier, le trou obturateur.

La branche postérieure du pubis ne se prolonge pas sur toute la longueur de l'ischion et s'arrête à peu près au point où celui-ci se recourbe en dedans pour aller s'unir à celui du côté opposé. Elle ne forme donc jamais de symphyse et le pubis reste toujours largement distant de son similaire, aussi bien dans l'une que dans l'autre de ses branches.

La branche postérieure du pubis était pour Marsh le représentant du pubis des Oiseaux. Pour Bunge et pour Mehnert c'était une acquisition nouvelle de cet os, une formation que l'on ne retrouve pas ailleurs.

L'ischion est lui aussi une branche grêle, plus forte cependant que le pubis, et qui se dirige d'abord d'avant en arrière sur une assez grande longueur de manière à dépasser celui-ci, puis se recourbe en dedans et un peu en bas pour aller former une symphyse avec l'ischion de l'autre côté. Cette symphyse est grêle et étroite, jamais elle ne forme une large ceinture aplatie comme chez les Sauriens et les Crocodiliens L'ischion porte, comme on l'a vu, près de son origine une apophyse descendante, l'apophyse obturatrice, qui sert à limiter le trou obturateur.

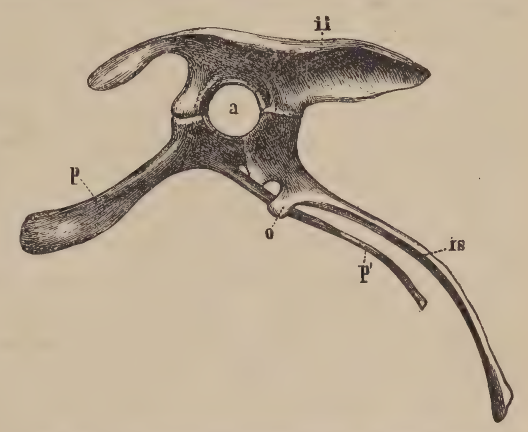


Fig. 59. — *Bassin* d'Iguanodon, *face latérale gauche* (d'après Zittel).

a., cavité cotyloïde ; — *il.*, ilion ; — *is.*, ischion ; — *o.*, apophyse obturatrice ; — *p.*, pubis ; — *p'*, post-pubis.

Si nous laissons de côté pour le moment la branche antérieure du pubis, et si nous admettons, comme cela sera démontré plus loin, que la branche postérieure du pubis répond au pubis véritable, nous voyons que la caractéristique du bassin des Ornithischiens réside dans ceci que : 1° ses deux branches ventrales sont rapprochées l'une de l'autre et dirigées en arrière presque horizontalement ; 2° qu'il n'y a jamais de symphyse pubienne et que la symphyse ischiatique est relativement très réduite. Le triangle isocèle dessiné par les branches ventrales du bassin chez les animaux examinés jusqu'ici a donc disparu. En même temps le plancher pelvien a disparu lui aussi dans sa majeure partie, et se trouve réduit au mince anneau formé par la symphyse ischiatique. La disparition de ce plancher résulte de l'absence totale de symphyse pubienne et de la réduction de l'ischion.

L'absence de plancher pelvien entraîne forcément la réduction des muscles pubo-ischio-fémoraux externe et interne qui perdent évidemment le rôle important qu'ils avaient dans les bassins où ce plancher est bien développé. Nous verrons plus loin quels rapports nouveaux on peut imaginer pour ces muscles ; examinons d'abord ce que l'on peut penser du rôle des autres pièces du bassin vis-à-vis de la musculature.

Il est évident que toute la branche postérieure du pubis, ou au moins sa portion post-obturatrice, sert à l'insertion des parois latérales de l'abdomen, c'est-à-dire à une grande partie des obliques, et se comporte

sous ce rapport comme le ferait une partie du ligament pubo-ischiatique. On peut donc considérer cette portion du pubis comme ce ligament ossifié.

Le reste de la paroi abdominale situé en arrière du post-pubis, c'est-à-dire la portion la plus caudale des obliques et les droits viennent s'attacher, comme ils le font chez les Sauriens, à l'ischion et à sa symphyse.

L'ischion représente donc bien l'anneau squelettique de soutien de l'extrémité caudale de la cavité viscérale ; sa partie symphysaire répond au bord caudal de l'ischion des Sauriens et des Crocodiles et offre les mêmes rapports que ce dernier avec l'orifice cloacal.

La branche antérieure du pubis paraît aussi avoir eu des rapports très étroits avec la musculature des parois abdominales. Rappelons-nous que l'inclinaison en arrière des branches ventrales du bassin et la disparition de la symphyse pubienne ont pour résultat évident d'augmenter largement, du côté caudal, les dimensions de la cavité viscérale, cet accroissement coïncidant soit avec l'augmentation de volume des viscères digestifs, soit avec le développement de sacs aériens. Il en résulte que la résistance des parois latérales de la cavité viscérale, formées par les muscles de l'abdomen, est soumise à des pressions plus fortes, et il semble que l'apophyse antérieure du pubis est parfaitement disposée pour fournir à ces muscles un appui qui leur ferait un peu défaut si elle n'existait pas. Il est à remarquer en faveur de cette opinion que, chez les Oiseaux, l'oblique externe s'insère non seulement aux côtes, mais aussi à leurs apophyses uncinées, et que l'apophyse antérieure du pubis a justement la même direction que ces apophyses, par rapport aux fibres de l'oblique.

S'il en est ainsi, nous devrons rejeter l'opinion commune que le pubis antérieur représente seul le pubis des Oiseaux, tandis que le post-pubis est une acquisition propre aux Dinosauriens, et nous dirons, d'accord avec v. Huene, que chez ces animaux le pubis est bien réellement représenté par l'élément ventral de la ceinture qui limite en avant et en dessous le trou obturateur, c'est-à-dire par le post-pubis. J'ajouterai que la partie post-obturatrice du pubis n'a pas d'homologue chez les animaux étudiés jusqu'ici, à moins qu'elle ne réponde à une partie du ligament pubo-ischiatique des Sauriens, ossifiée. Quant à l'apophyse antérieure du pubis, il me paraît injustifié de la comparer avec Marsh à l'apophyse ilio-pubique des Oiseaux, toujours très courte, relativement à elle, ou comme le fait v. Huene, au pubis des Crocodiliens : en effet elle offre une tout autre situation, que ce dernier ; étant placée dans la région dorsale et non dans la région ventrale de l'hyposome, elle n'a rien à faire avec les côtes ventrales. Enfin les différences obser-

vées jusqu'ici entre les parties homologues des divers bassins nous permettent parfaitement d'admettre la création de parties nouvelles, dont le pubis antérieur des Ornithischiens n'est qu'un exemple.

Ceinture pectorale. — La ceinture pectorale des Dinosauriens est moins bien connue que leur ceinture pelvienne et cela s'explique aisément. Composée de pièces moins solidement unies entre elles, elle est exposée à voir quelques-unes de celles-ci se détacher et se perdre.

Elle remplace la partie ventrale du thorax, déficiente comme chez les Sauriens, et elle se combine avec lui pour former un zono-thorax. Il n'y a guère que deux côtes n'atteignant pas le sternum (*Iguanodon*), la plaque coracoïdienne est donc moins longue proportionnellement que chez les Sauriens. La ceinture comprend un scapulum avec une extrémité dorsale assez longue, aplatie, qui se dirige légèrement en arrière, et une partie ventrale plus large, quadrilatère présentant une facette articulaire qui contribue à former la cavité glénoïde et un long bord articulé avec le coracoïde par une suture. Le coracoïde est une pièce en forme de bouclier plus ou moins arrondi, qui se dirige en bas et en dedans pour s'unir à son similaire de l'autre côté. Le sternum incomplètement ossifié est constitué par une ou deux plaques ; la clavicule et l'épisternum n'ont pas été observés.

Quelqu'incomplète qu'elle soit, cette ceinture présente cependant un trait particulier, très remarquable, en ce que le scapulum et le coracoïde sont parfaitement dans la continuité l'un de l'autre, et forment ainsi une véritable ceinture dans laquelle l'axe de l'omoplate, mené par le milieu de l'extrémité dorsale de l'os et par celui de la suture coraco-scapulaire, est parfaitement continué par celui du coracoïde. La cavité glénoïde est en dehors et en arrière de cet axe, sur le bord caudal de la ceinture, comme chez les Sauriens et les Crocodiles, et l'humérus est ainsi placé en dehors de l'axe scapulaire, contrairement à ce que nous verrons chez les Mammifères. La partie de la cavité glénoïde fournie par le scapulum regarde directement en bas. C'est dire que cette cavité est portante, disposition liée avec la direction du membre antérieur.

Membres. — Les membres des Dinosauriens sont toujours dressés dans un plan parasagittal, les membres antérieurs sont en général plus courts que les postérieurs même chez ceux qui sont constamment et exclusivement quadrupèdes (fig. 56 et 60). Ils sont naturellement beaucoup plus courts encore chez les Dinosauriens bipèdes qui n'utilisent plus ces membres que dans la station ou pour la préhension (fig. 58 et 62).

Membre postérieur. — Le membre postérieur comprend le fémur, la jambe et le pied. Le fémur est épais, il offre une tête articulaire arrondie, placée sur le bord interne de l'os pour s'articuler avec l'acétabulum qui regarde en dehors et dont le bord supérieur élargi et non réduit à une mince lame comme chez les Oiseaux, devient portant. La tête articulaire est plus ou moins saillante, elle est accompagnée d'un trochanter externe, moins marqué que chez les Oiseaux. Sur la diaphyse on trouve chez les Ornithopodes un trochanter placé sur le bord *interne* de l'os et diffèrent par conséquent du tout au tout du troisième trochanter de certains Mammifères, placé au contraire sur le bord externe. Aussi pour l'en bien distinguer Dollo a-t-il proposé de l'appeler quatrième trochanter. Ce trochanter répond à l'attache d'une partie du muscle caudo-fémoral et fournit souvent un point de réflexion pour la partie de ce muscle qui se continue en bas vers la plante du pied. Le distum fémoral présente deux condyles. Le tibia est fort et droit, le péroné existe toujours et il s'articule avec le tarse. Ce dernier est formé de deux rangées d'os dont la proximale composée de deux os distincts, un astragale répondant au tibial et un calcanéum ou péronéal, s'unit plus ou moins solidement avec le tibia et le péroné pour former la tête articulaire distale de ces os, l'articulation zeugo-autopodique étant intertarsienne suivant le mode commun chez les Sauropsidés. Mais jamais l'union des pièces tarsiennes avec celles de la jambe n'arrive à la fusion totale comme chez les Oiseaux. Les tarsiens distaux sont de petits osselets plats, imparfaitement ossifiés.

Les métatarsiens sont généralement courts sauf chez *Compsognathus* où ils s'allongent comme chez les Oiseaux. Ils sont en nombre variable, sans descendre au-dessous de trois. Les doigts qui les prolongent sont terminés par des phalanges plus ou moins crochues suivant la puissance de leurs griffes.

Chez les Dinosauriens à allure quadrupède (Sauropodes, Stégosauridés, Cératopsidés) les membres postérieurs sont presque droits, comme chez l'Éléphant et les angles que forment leurs divers segments sont très peu prononcés. Les métatarsiens sont courts, un peu obliques de haut en bas et d'arrière en avant comme les doigts également très courts qui les prolongent. Chez les bipèdes, au contraire, les segments des membres postérieurs sont inclinés les uns sur les autres formant des angles à ressort comme dans le membre postérieur des Oiseaux.

Membre antérieur. — L'humérus est légèrement dirigé d'avant en arrière et de haut en bas. Son proximum porte une tête articulaire terminale qui s'appuie à la fois sur une facette articulaire du scapulum et sur une facette fournie par le coracoïde. Il présente une crête

antérieure (delto-pectorale) bien marquée. Le radius et le cubitus existent toujours, le proximum radial s'est déplacé fortement en avant et en dedans du cubitus, de façon que la pronation est parfaite sans

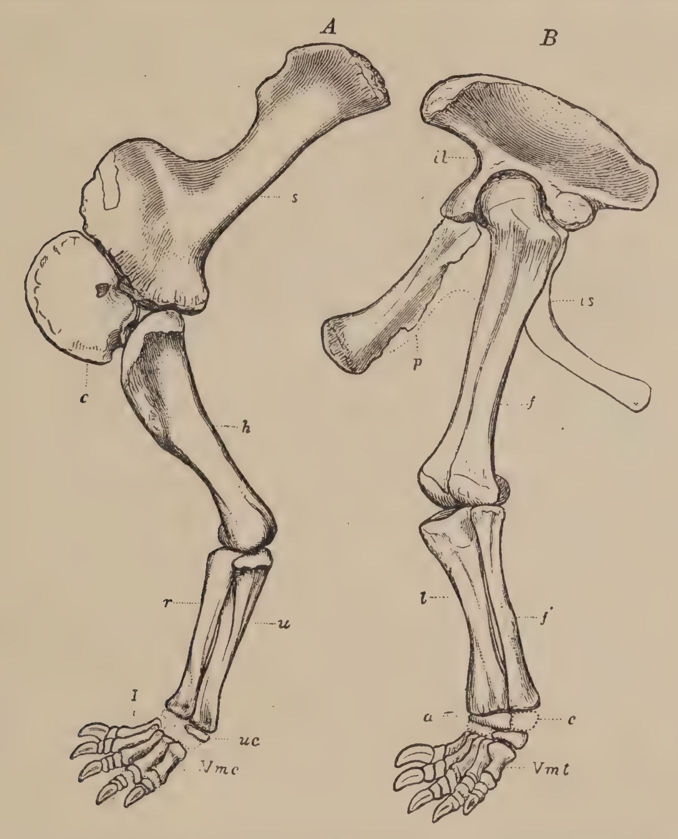


Fig. 60. — *Membres antérieur et postérieur* de Morosaurus grandis (Marsh) emprunté à Zittel.

A., membre antérieur.

c., coracoïde ; — *h.*, humérus ; — *r.*, radius ; — *s.*, scapulum ; — *u.*, cubitus ; — *uc.*, cubital ; — I. V *mc.*, premier, cinquième métacarpiens.

B., membre postérieur.

a., astragale ; — *c.*, calcanéum ; — *f.*, fémur ; — *f'*, péroné ; — *il.*, ilion ; — *is.*, ischion ; — *t.*, tibia ; — *p.*, bord postérieur du pubis se continuant en haut avec la palmure indiquée dans le texte ; — V *mt.*, cinquième métatarsien.

qu'il y ait besoin d'un croisement des deux os. La main est courte, souvent à cinq doigts, armés de griffes fortes chez les carnivores. Même chez les Sauropodes quadrupèdes à allure lourde le membre antérieur n'est jamais aussi droit que le postérieur et l'angle cubital est toujours assez marqué. Cela tient sans doute à la position appendiculaire de l'humérus (voy. p. 283), qui, rejeté en dehors de l'axe

scapulaire, ne peut pas constituer avec ce dernier, comme chez l'Éléphant par exemple, une tige verticale oscillant autour d'un axe transversal passant par les deux omoplates. Chez les bipèdes les membres antérieurs paraissent plus libres, l'angle cubital est plus marqué ; chez *l'Iguanodon* la position de l'avant-bras et de la main est souvent celle de la demi-pronation, le plan de la main étant parasagittal.

Dinosauriens et Oiseaux, leur bipédie. — Bien que l'on ne croie plus aujourd'hui à une liaison génétique directe entre les Dinosauriens et les Oiseaux et que le problème de l'origine de ces derniers se soit énormément compliqué depuis le moment où Huxley (1868) crut avoir trouvé dans le bassin des Ornithischiens la forme de passage les reliant aux Reptiles ordinaires, cette opinion est restée cependant si vivace dans les manuels et dans les livres de vulgarisation qu'il est bon de l'examiner de plus près.

Sans doute le relèvement en arrière et du côté dorsal des parties ventrales du bassin (pubis et ischion) fournit aux muscles pelvi-cruraux le bras de levier leur permettant de soulever et de relever l'avant-train. Mais ce n'est là qu'une des conditions de la bipédie et une étude attentive du bassin des Ornithischiens montre que cette condition était chez eux assez mal réalisée.

Comparons le bassin d'un Iguanodon à celui d'un Oiseau ; ce qui frappe tout d'abord c'est sa gracilité et son faible développement relatif. Sans doute l'ilion a des parties pré-et postacétabulaires qui s'attachent à plusieurs vertèbres, mais le nombre de celles-ci est faible, et surtout la longueur du sacrum est toujours infiniment plus petite par rapport à la totalité du tronc que chez les Oiseaux. Chez ceux-ci, le sacrum forme presque toujours la moitié de la longueur du tronc, et, s'il n'atteint pas cette moitié dans certains cas, il ne s'en éloigne guère, ou bien la colonne vertébrale, au lieu d'être horizontale ou légèrement oblique, est alors presque dressée (Manchots), ce qui change les conditions de la bipédie.

D'autre part, la gracilité del 'ischion des Ornithischiens l'oppose très nettement à celui des Oiseaux, et cette différence est d'autant plus frappante que la plupart de ces derniers (Carinatés) sont toujours de petite taille, voire même de dimensions infimes par rapport aux premiers. Comment se fait-il donc que leur ischion soit toujours plus grand que chez les Reptiles ? N'est-ce pas parce que les muscles ischio-fémoraux et tibiaux, qui jouent dans la bipédie des Oiseaux un si grand rôle, l'emportent beaucoup chez ces derniers sur ceux des Dinosauriens ? Déjà l'opposition est grande entre l'ischion du petit *Apteryx*, gros comme une Poule, placé à côté de celui du gigantesque *Iguanodon*, mais

elle le serait bien plus encore s'il s'agissait de celui d'un Carinaté quelconque, toujours plus développé. Chez ces derniers, en outre, l'ischion se soude à l'ilion, ce qui le renforce beaucoup et permet à certaines insertions musculaires de s'étendre davantage (1). Nous voyons donc que chez l'Oiseau, l'ischion et la partie postacétabulaire de l'ilion, qui fournissent l'attache des muscles propres à soutenir le train antérieur, s'agrandissent et se renforcent mutuellement, tandis que chez les Dino-

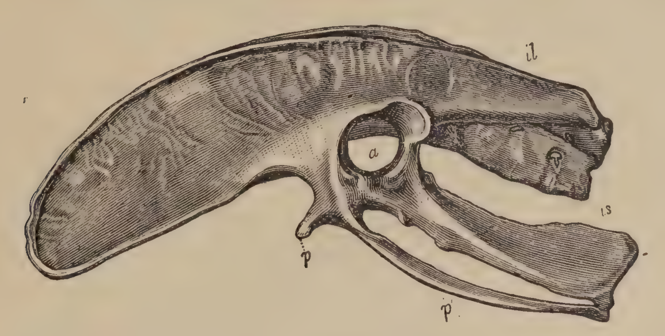


Fig. 61. — *Bassin* d'Apteryx australis, emprunté à Zittel.
a., cavité cotyloïde ; — *il.*, ilion ; — *is.*, ischion ; — *p.*, épine ilio-pubique ; — *p'.*, post-pubis.

sauriens l'ischion grêle ne peut évidemment pas jouer un rôle équivalent à celui qu'il remplit chez les Oiseaux et le peut d'autant moins qu'il a d'autre part à fournir son point d'appui à la paroi musculaire de l'abdomen qu'il supporte seul dans une grande partie de sa longueur, en raison de la brièveté du pubis.

Il est clair par conséquent que la brièveté relative de la portion postacétabulaire de l'ilion — briéveté frappante, comparée à la longueur du tronc en avant de l'acétabulum — et la gracilité de l'ischion ne permettent pas au bassin de jouer le rôle qu'on attendait de lui comme érecteur du tronc. A qui donc est réservé ce rôle ? Indiscutablement à la queue, comme il est facile de le montrer en examinant d'abord les Théropodes.

Ces animaux ayant un bassin saurique, on ne peut guère attribuer leur bipédie aux facteurs à qui on la relie chez les Iguanodontes, et il est évident qu'elle dépend avant tout des muscles caudo-fémoraux qui prennent leur appui sur la queue et que nous considérons comme essentiels. En effet les muscles propres du bassin ont vu leur rôle réduit par suite de la disposition de ce dernier et du membre. Le membre est

(1) Il paraît probable que si l'ischion des Ratités n'est pas soudé à l'ilion, c'est qu'il a chez ces animaux, un moindre effort à donner pour soulever le train antérieur allégé, chez eux par l'atrophie des ailes et celle des pectoraux, les muscles les plus lourds du corps.

dressé, le fémur doit avoir une position légèrement oblique avec son distum en avant, et il est probable que, comme chez les Oiseaux, il n'exécutait que de faibles mouvements d'avant en arrière et inversement. Le genou est à peu près à la hauteur du plancher pelvien et cette situation entraîne des changements forcés dans les muscles de la racine



Fig. 62. — *Ceratosaurus nasicornis* (Marsh) emprunté à Zittel, *type de Saurischien bipède.*

du membre, changements qui s'expriment d'ailleurs par la forme même du plancher pelvien. Les muscles externes de ce dernier ne peuvent évidemment s'étendre, comme ils le faisaient chez les Sauriens, du bassin au pourtour du genou, car ils seraient beaucoup trop courts pour permettre à ce dernier le moindre déplacement, et s'ils étaient capables d'un allongement adapté à ce déplacement ils n'auraient pas la fermeté nécessaire pour maintenir le fémur dans sa position légèrement oblique, le poids du corps tendant toujours à relever le distum fémoral et à rendre cet os horizontal, ce qui amènerait l'affaissement du train postérieur sur le sol.

Il est donc probable que les insertions pelviennes des pubo- et ischio-tibiaux, ou des pubo-ischio-fémoraux ont remonté le long des branches pubiennes et ischiales, donnant à ces muscles une longueur plus grande, plus favorable aux mouvements qu'ils ont à effectuer. On trouve en

effet au-dessous de la cavité cotyloïde et à la base des branches pubiennes et sciatique des formations qui semblent indiquer des attaches musculaires. Ce sont : chez *Morosaurus grandis* une sorte de palmure osseuse réunissant ces deux os (fig. 60), chez *Ceratosaurus nasicornis* deux lobes osseux formant comme deux festons auxquels pourraient s'attacher les muscles de la racine du membre après avoir abandonné le plancher pelvien qui a pris une disposition tout autre que dans les cas (Sauriens, Crocodiles) où il forme une large plaque pour l'attache de ces muscles, disposés horizontalement. Ici où les muscles ont dû suivre le mouvement de redressement du membre, il est tout naturel qu'ils aient remonté leurs insertions pelviennes jusqu'au point indiqué. Il n'y a pas lieu de penser qu'ils aient poussé ces insertions jusque sur la partie post-acétabulaire comme ils le font chez les Oiseaux, parce que l'ischion, non redressé comme chez ces derniers, les maintenait forcément dans la partie ventrale. La partie post-acétabulaire de l'ilion, bien développée, aurait servi alors exclusivement à l'attache d'un ilio-tibial comparable au fessier superficiel et à celle de l'ilio-péronéal (biceps) placé en dessous de lui (plus profondément) et peut être plus développé que chez les Oiseaux. La partie préacétabulaire aurait pu donner, comme chez les Oiseaux, à la fois les portions craniales de l'ilio-tibial (couturier, tenseur du fascia lata) et à des ilio-trochantériens.

Ceci reconnu, le rôle des caudo-fémoraux peut être dégagé d'une manière très claire. D'après toutes les reconstructions les Théropodes ont une queue longue et puissante, assez prolongée en arrière pour faire presque équilibre au reste du corps. Les muscles caudo-cruraux s'inséraient sur cette queue assez en arrière de la cavité cotyloïde pour pouvoir, prenant appui sur la jambe fixée sur le sol, faire basculer la colonne vertébrale sur cette articulation et soulever le train antérieur. Sans doute on ne voit point sur le fémur des Théropodes le quatrième trochanter puissant que montrent les Ornithischiens, mais ce n'est point une raison pour douter du rôle que nous attribuons à ces muscles, car ce trochanter n'existe pas davantage chez les Sauriens et chez les Crocodiliens où leur importance ne saurait être méconnue. Rien d'étonnant qu'il en soit de même chez les Théropodes et que l'absence du quatrième trochanter s'explique chez eux par d'autres dispositions anatomiques inaperçues jusqu'ici.

Il est donc probable que, comme chez les Oiseaux, le fémur des Théropodes était peu mobile, que le genou se trouvait situé comme chez eux à peu près dans le plan transversal passant par le centre de gravité. Pendant le repos l'animal fléchissait surtout la jambe sans déplacer très sensiblement le fémur, fermant complètement son angle poplité et son angle pédieux comme le font les Oiseaux qui s'accroupissent.

La cuisse devait être large et plate, attachée au tronc dorsalement sur une assez grande longueur, celle de l'ilion, augmentée en arrière et en bas de celle des muscles caudo-cruraux. Les deux cuisses étaient accolées de chaque côté à la charpente osseuse du bassin comme chez les Mammifères quadrupèdes et cachées sous la peau du tronc pour leur plus grande partie, seul le genou était libre et saillant comme dans ces animaux. D'une manière générale, dans les contours donnés de ces animaux, la cuisse paraît trop cylindrique, trop étroite et trop séparée du tronc, le dessinateur ayant été évidemment influencé par sa forme chez les Sauriens et les Crocodiliens.

En résumé, ce n'est point dans la structure du bassin des Théropodes que réside la raison de leur allure bipède. C'est dans la constitution de leur colonne vertébrale, dans la manière dont elle est posée en équilibre, en quelque sorte, sur le support fémoral. Cet équilibre dérive lui-même de la forme de l'animal, c'est-à-dire de la proportion de ses différentes régions, de la longueur et de la grosseur relative des parties pré-et post-sacrées de la colonne vertébrale, de l'inclinaison de cette dernière, de la hauteur et de la force des membres postérieurs, toutes choses résultant de l'accroissement des différentes parties dans le cours de l'ontogenèse.

Il en est absolument de même chez les Ornithischiens. Là aussi ce sont les muscles caudo-fémoraux qui ont le grand rôle, et leur action ne peut s'exercer qu'autant que les conditions d'équilibration indiquées plus haut sont réalisées. Or elles le sont de la même manière que chez les Théropodes, dont la silhouette générale, pour ce qui est de la colonne vertébrale et des membres postérieurs, se rapproche sensiblement de ce e des Iguanodontes. Il est vrai que les allures différaient un peu dans les deux types, et que les Théropodes, lorsqu'ils se reposaient, appuyaient sur le sol leur bassin, qui a souvent laissé sa trace, ce qui n'arrivait jamais aux Iguanodontes à bassin autrement construit ; mais cette différence, de même que d'autres dont nous parlerons plus loin, n'a pas d'importance pour le cas qui nous occupe — on en trouve fréquemment de plus fortes encore dans le comportement d'espèces mêmes voisines — et ne signifie rien pour le mécanisme de l'allure bipède qui était essentiellement le même dans les deux cas.

En somme, la structure particulière du bassin des Ornithischiens bipèdes est bien plus liée à l'agrandissement de la cavité viscérale (voy. p. 134), qu'à la locomotion, et il en était certainement de même chez les Ornithischiens quadrupèdes (Stégosauridés et Cératopsidés).

Dollo, pour expliquer les apparences aviennes du bassin de ces derniers, a proposé une hypothèse très ingénieuse et très brillante. Il suppose qu'ils dérivent d'Ornithischiens bipèdes, obligés de redevenir quadru-

pèdes et de s'appuyer sur leurs pattes antérieures, par suite de la surcharge apportée par les plaques osseuses, parfois énormes, qui se développent sur leur tête, leur dos et leur queue. Si séduisante que soit cette explication, on ne peut oublier que chez *Scelidosaurus*, qui est un quadrupède parfait avec pré-et postpubis bien développés, les plaques dermiques sont bien petites pour avoir pu entraîner un tel changement d'allures, et d'autre part l'étude des rapports des parties ventrales du bassin avec les parois musculaires de l'abdomen, en nous montrant que chez les Iguanodontes le pubis et l'ischion sont presque exclusivement employés à soutenir ces parois, nous permettent de penser qu'il en était de même chez les Ornithischiens quadrupèdes.

Abel — qui n'a pas méconnu l'objection fournie par les Théropodes à l'idée que le bassin des Iguanodontes résulte d'une adaptation à la bipédie — pense expliquer les différences constatées entre les bassins de ces deux types par la différence dans l'emploi de la queue qui, chez les Iguanodontes, était rigide, ne touchait pas le sol et par conséquent, ne servait jamais de point d'appui au corps, tandis que chez les Théropodes, elle servait pour ainsi dire de troisième pied comme chez les Marsupiaux. Mais c'est une illusion facile à dissiper. La différence entre la queue du Théropode *Ceratosaurus* et celle de l'*Iguanodon* n'est pas grande : même forme, mêmes dimensions relatives, mêmes rapports avec la silhouette générale ; quand à la rigidité de la queue des Iguanodontes, basée sur la présence des tendons ossifiés des muscles dorsaux, elle n'est peut-être pas très fondée. Dollo, qui a décrit ces tendons, fait remarquer qu'ils ne sont jamais « coossifiés » avec les vertèbres auprès desquelles on les trouve, et cela fait penser qu'il s'agissait là sans doute de tendons ossifiés dans une partie seulement de leur trajet, comme le sont ceux de la patte de certains Oiseaux. Dans ce cas ils n'auraient point donné à la queue la rigidité que lui attribue Dollo, et qui n'existerait que si les tendons étaient ossifiés jusqu'à leur insertion, car alors, comme ils ont une certaine longueur, ou bien ils auraient empêché le moindre mouvement des vertèbres, ou bien ils auraient été brisés. Mais puisqu'ils n'étaient pas ossifiés à leur insertion, rien ne s'opposait à ce qu'ils permissent des mouvements latéraux de la queue que tant d'autres dispositions de la structure de ces êtres rendent probables et qui ont été admis par divers auteurs, entr'autres par Dollo lui-même dans un mémoire antérieur.

Chez les Ornithischiens le grand développement du quatrième trochanter ne permet pas de méconnaître le rôle important des caudo-cruraux, et comme les conditions d'équilibration de la colonne vertébrale sur le fémur sont à peu près les mêmes que chez les Théropodes, ces

muscles contribuaient comme chez ces derniers à redresser le corps. Contrairement à ce qui se passait chez les Théropodes les muscles caudo-cruraux étaient aidés dans ce travail par les muscles du plancher pelvien; celui-ci réduit en largeur, mais remonté du côté dorsal et en arrière de la cavité cotyloïde, donne aux pubo- et ischio-tibiaux, comme aux ischio-tibiaux et fémoraux une insertion très favorable à cette action. Le pubis postérieur servait seulement à l'attache des muscles abdominaux ainsi que la symphyse ischiatique en arrière. La cuisse devait être plus large et plus plate que chez les Théropodes, à cause de la plus grande longueur de l'ilion, formant son bord dorsal, de la projection en arrière de la symphyse de l'ischion à laquelle s'attachaient sans doute les muscles ischio-tibiaux et de la présence des puissants muscles caudo-cruraux. Comme chez les Oiseaux, cette cuisse était largement accolée à la paroi des flancs sous la peau desquels elle était en majeure partie cachée, et comme chez eux une bonne étendue de la cavité viscérale était comprise entre les deux cuisses qui étaient par conséquent plus largement séparées l'une de l'autre du côté ventral que chez les Théropodes, où cependant les cuisses n'étaient pas aussi rapprochées l'une de l'autre que chez les Mammifères.

Article II. — Ptérosauriens.

La disposition des membres des Ptérosauriens n'est pas encore parfaitement déterminée. L'orientation de l'avant-bras et de la main par rapport aux plans principaux du corps, n'a pas attiré l'attention des auteurs qui représentent ces parties de deux manières différentes, dans les reconstitutions les plus récentes. La direction du membre postérieur n'est pas non plus établie d'une manière absolument certaine. Est-il horizontal comme le pense Williston ou dressé comme le représente Seeley ?

Il est bien difficile de résoudre ces difficultés avec le seul concours des livres et des mémoires, même accompagnés des plus belles figures, parce que celles-ci permettent rarement de trancher sans hésitation la question de l'orientation réelle des parties. Aussi aurais-je laissé complètement de côté les Ptérosauriens s'ils n'avaient pas fourni un des exemples les plus curieux de la manière dont la nature a résolu le problème de l'adaptation au vol. A cause de cela, et comme les divergences de détails qui séparent les auteurs n'empêchent pas de se rendre compte de la nouveauté du procédé suivi dans cette adaptation, et de son indépendance absolue d'avec ceux mis en jeu pour donner les Oiseaux d'une part et les Chiroptères de l'autre, je me suis résolu, bien que n'ayant pas eu

en mains de pièces de Ptérosauriens, à présenter les remarques que m'a suggérées l'étude de leurs membres et de leur fonctionnement.

H. VON MEYER, qui a recueilli et longuement étudié un grand nombre de Ptérosauriens, représentait ces animaux sous la forme de Chauves-Souris à un seul doigt, avec les membres étalés dans le plan horizontal comme chez les Chiroptères pendant le vol. Une reconstitution du squelette faite par GOLDFUSS et souvent reproduite, donne une assez bonne idée de la manière dont les membres pouvaient être disposés (fig. 63).

Membre antérieur. — Dans le membre antérieur l'humérus est dirigé en arrière, le radius et le cubitus, très rapprochés l'un de l'autre, se continuent par un poignet cylindrique légèrement aplati, suivi d'un métapode comprenant quatre métacarpiens allongés, serrés les uns contre les autres, et dont le dernier, placé du côté cubital, est beaucoup plus épais que ses voisins quoique de même longueur qu'eux. Les trois métacarpiens internes sont continués par des doigts qui prolongent leur direction en avant et se terminent par des griffes recourbées en bas (ventralement). Le doigt cubital est énormément développé, et dans le repos se replie le long de l'avant-bras. Ce doigt supportait une membrane alaire qui s'attachait d'autre part au reste du bras, au tronc et au membre postérieur. A quel rayon de la main répond-il ? Pour certains auteurs au cinquième, le premier étant représenté par une tige osseuse segmentée en deux parties au moins, tournée en sens inverse des autres rayons, c'est-à-dire vers le proximum du membre et qui soutient le pli antérieur de la membrane alaire (voy. fig. 65 à 69). Pour les autres cette tige proviendrait au contraire d'un tendon ossifié, le cinquième rayon manquerait et le doigt alaire répondrait au quatrième.

Quoi qu'il en soit, dans l'aile dont le plan général est, dans la position de repos représentée dans la figure 63, oblique de haut en bas, l'avant-bras et la main sont disposés de telle façon que le radius et le bord radial de la main sont situés en dedans, vers le tronc, tandis que le cubitus et le bord cubital de la main sont tournés en dehors, comme dans certains Quadrupèdes. Toutefois l'angle cubital, qui doit forcément s'ouvrir latéralement de manière à déployer l'aile dans le plan horizontal, n'est pas dans un plan sagittal comme chez les Quadrupèdes à membres dressés, mais dans un plan oblique de haut en bas, celui-là même qui donne au membre la direction indiquée ci-dessus.

Dans cette position les doigts internes munis de griffes peuvent s'appliquer contre les objets placés au devant de l'animal, les embrasser plus ou moins et y prendre un point d'appui. Cette position de l'aile peut dériver aisément de l'orientation horizontale que celle-ci doit avoir

pendant le vol, et dans laquelle le radius et le bord radial de la main étaient tournés directement en bas, tandis que le cubitus et le bord cubital regardaient en haut. Il suffit pour cela d'une simple rotation de l'humérus sur son axe longitudinal, comparable à celle qui chez les Oiseaux s'observe dans l'aile repliée et amène l'extrémité radiale de l'axe bitrochléen, de la position dorsale ou supérieure qu'elle occupe dans le vol, à une position latérale, de manière à tourner en bas le bord radial de la main (v. p. 207).



Fig. 63. — *Pterodactylus* d'après Goldfuss, emprunté à Wiedersheim.
Pour plus de clarté on n'a pas représenté le grand doigt et la jambe du côté gauche.

Toutefois cette rotation de l'humérus au lieu de se faire de haut en bas et de dedans en dehors, comme chez les Oiseaux, se fait exactement en sens inverse, c'est-à-dire de bas en haut, de manière à amener dans le plan horizontal le plan du zeugopode dirigé verticalement dans le vol. Ce mouvement de rotation de l'humérus est très vraisemblable étant données la forme de la cavité glénoïde et celle de la tête de l'humérus ; il a l'avantage de permettre à l'animal d'utiliser sa main pour s'appuyer ou s'accrocher, sans nécessiter des mouvements dans les autres segments, et notamment dans le poignet qui paraît avoir été peu mobile.

Il faut remarquer toutefois que cette reconstruction suppose une transposition totale du radius par rapport au cubitus. En effet, l'axe bitrochléen devant être plus ou moins vertical comme dans tous les cas où le membre se déploie horizontalement, son condyle radial devrait être situé en haut, dorsalement, tandis que le cubital serait en bas. Or il est très visible sur ce squelette, et plus encore dans celui de *Dimorphodon* reconstitué par Owen et souvent reproduit, que dans le vol, le cubitus devait être placé en haut, le radius en bas ; or comme les deux os du zeugopode sont toujours représentés très voisins l'un de l'autre, paral-

lèles et ne se croisant jamais, il faut nécessairement que l'interversion indiquée ici se soit produite.

Cette transposition n'a d'ailleurs rien d'impossible, elle tend à se réaliser chez des animaux des groupes les plus divers : chez les Mammifères ongulés où la tête proximale du radius passe graduellement au devant de celle du cubitus, chez les Dinosauriens ou le radius a passé presque totalement au côté interne de l'avant-bras si bien qu'il n'y a pour ainsi dire point de croisement entre ces deux os, contrairement à ce que l'on voit chez les Mammifères, enfin elle est complètement réalisée chez les Monotrèmes (voy. p. 352).



Fig. 64. — *Dimorphodon macronyx*, restauré d'après Owen (emprunté à Zittel).

On peut donc admettre la transposition du radius en dedans, et alors la disposition des segments était la suivante : dans le vol l'axe bitrochléen était vertical, le cubitus occupait le bord dorsal ou supérieur de l'avant-bras, le radius étant situé au bord inférieur ; le plan du zeugopode était vertical, celui de la main également, les mouvements du dernier doigt étaient perpendiculaires à ce plan, c'est-à-dire répondaient aux mouvements habituels d'extension ou de flexion, et le muscle qui tend la membrane alaire en écartant du tronc le dernier doigt, était, comme le dit Huxley, l'extenseur de celui-ci.

On pourrait objecter que cette orientation verticale des deux derniers segments de l'aile est un peu surprenante parce qu'elle est contraire à celle que l'on observe dans ces parties chez les Oiseaux et chez les Chiroptères. Chez les Oiseaux en effet le plan de l'avant-bras et celui de la main sont horizontaux dans le vol, et chez les Chiroptères le plan de la main tout au moins est également horizontal, bien qu'il atteigne cette position par de tout autres moyens que chez les Oiseaux, et que seuls les métacarpiens et les doigts se placent dans ce plan. Il y a donc lieu de se demander si dans l'avant-bras des Ptérosauriens les os, au lieu d'être l'un dorsal, l'autre ventral, ne pouvaient pas se placer l'un cranialement, le radius, l'autre cauda-

lement, le cubitus, comme ils le sont chez les Oiseaux, de façon à donner un plan zeugopodique horizontal prolongé par une main également horizontale. Dans ce cas le dernier doigt au lieu de se fléchir du côté ventral de la main, comme il doit le faire dans la position admise, se fléchirait du côté cubital, comme le fait la main des Oiseaux ; le muscle étalant la membrane alaire ne serait point alors un extenseur, mais un adducteur du dernier doigt, c'est-à-dire un interosseux palmaire.

Cette manière de voir est peu probable, si l'on en juge par la forme du proximum du cubitus, dans lequel on ne voit rien, autant qu'on en puisse juger, permettant de faire supposer que cet os reposerait à la fois sur les deux condyles huméraux, le sien et celui du radius, chassant la tête de ce dernier en avant, comme chez les Oiseaux. D'autre part il est peu vraisemblable, étant donnés la forme du métapode, le resserrement des métacarpiens les uns contre les autres et la gracilité de l'avant-dernier, que celui-ci puisse donner attache au muscle puissant nécessaire pour écarter le dernier doigt en luttant contre l'élasticité de la membrane alaire. Sans doute il existe une figure de Seeley (1901 fig. 44 p. 125) dans laquelle il semble bien — sans que cela soit d'ailleurs mentionné dans le texte — que le dernier doigt se replierait sur le côté cubital de la main et non sur sa face ventrale, mais il ne paraît pas en être ainsi dans les reconstructions de la main de Plieninger et, comme l'exemple des Chiroptères dont le plan du poignet n'est pas horizontal, mais vertical dans le vol, montre que la disposition horizontale des deux derniers segments de l'aile n'est pas une condition *sine qua non* du vol, nous pouvons parfaitement admettre qu'il en était ainsi chez les Ptérosauriens et que les choses y étaient bien disposées comme il a été dit plus haut.

Il faut signaler toutefois la possibilité d'une tout autre situation du doigt alaire, du moins si l'on en juge par certaines reconstructions récentes. Dans certains dessins de Williston, Stromer, Eaton, représentant divers Ptérosauriens vus par la face ventrale les ailes plus ou moins étendues, les doigts internes de la main qui, dans les reconstructions anciennes, étaient placés comme nous les avons décrits, sur la face ventrale, cachant en partie le dernier métacarpien et son articulation avec le doigt alaire, sont au contraire rejetés en arrière de ces parties qui se présentent seules au premier plan de la face ventrale (fig. 65).

Cette reconstruction est-elle plus justifiée que la précédente ? Cela ne me semble pas. D'abord avec elle, pour que les doigts internes puissent venir à l'appui dans le repos, il faudrait une rotation de l'humérus sur son axe longitudinal bien plus considérable que dans le cas précédent puisque ce serait le bord cubital et non plus le radial qui serait naturellement dirigé vers ce qui peut former l'appui.

Cette rotation devrait naturellement être aussi en sens inverse de celle précédemment admise, mais là n'est pas la difficulté, celle-ci réside surtout dans la question du degré qu'il lui serait nécessaire d'atteindre. D'ailleurs il se présente une autre difficulté, bien plus importante, les deux os de l'avant-bras étant disposés parallèlement l'un à l'autre le radius dorsalement, le cubitus ventralement sans qu'il y ait trace de cette pronation relative qui amène chez les Sauriens la paume de la main en contact avec le sol, toute l'orientation de l'avant-bras est différente de ce qu'elle est d'habitude, et tout en tenant compte bien entendu de la verticalité de l'axe bitrochléen, l'on peut dire que l'avant-bras est en supination permanente, c'est-à-dire que sa face de flexion regarde la face de flexion de l'humérus au lieu de lui être opposée comme chez les Quadrupèdes et même chez les Oiseaux. S'il en est ainsi, le muscle qui étale l'aile n'est plus un extenseur, comme le pensait HUXLEY, mais un fléchisseur, et la figure de *Ramphorhynchus* donnée par STROMER (voy. fig. 65) fait bien naître l'impression qu'il en est ainsi, que les fléchisseurs de la main et des doigts sont placés en dedans, du côté du tronc, contrairement à ceux des Oiseaux qui sont en dessous ou en dehors.

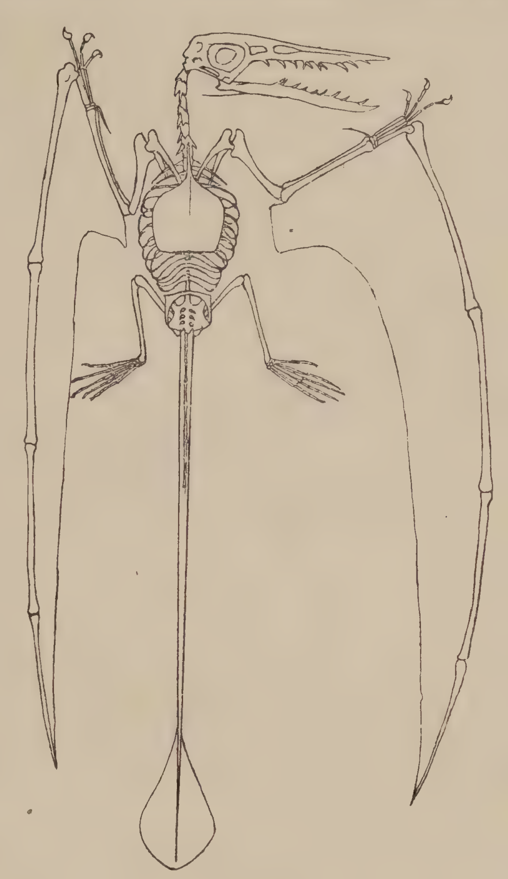


FIG. 65. — *Rhamphorhynchus Gemmingi*, d'après STROMER, emprunté à ABEL.

D'autre part, dans la figure de STROMER les extrémités des griffes au lieu d'être tournées en dehors comme d'habitude regardent en dedans Il n'en n'est pourtant ainsi ni dans le dessin de WILLISTON, ni dans celui d'EATON, où les griffes se dirigent bien en dehors, bien que les doigts soient placés du côté dorsal comme dans la figure de STROMER. Cette discordance dans l'orientation de parties auss importantes permet

de supposer que les auteurs n'ont pas accordé à cette orientation toute l'attention qu'elle mérite et ont laissé faire leurs dessinateurs qui, dans les figures vues du côté ventral, ont sans doute rejeté sur le côté dorsal les métacarpiens et les doigts libres qui les gênaient pour bien représenter le dernier métacarpien et son articulation avec le doigt de l'aile.

Un fait donne à cette supposition une grande vraisemblance, c'est le suivant. Dans sa reconstruction de *Pteranodon* vu par la face ventrale (pl. XXX), Eaton représente les doigts internes comme il vient d'être dit, c'est-à- dire du côté dorsal, en arrière du métacarpien et du doigt de l'aile et en grande partie cachés par eux (fig. 66). Mais dans sa



Fig. 66. — *Reconstruction de* Pteranodon ingens, d'après Eaton, *face ventrale.*

reconstruction du même, vu de profil (pl. XXXI), les doigts sont placés en avant et en dedans du métacarpien et du doigt de l'aile, c'est-à-dire dans la position que nous leur avons attribuée dans la reconstruction précédente, et d'une manière absolument inverse de celle qu'ils devraient avoir d'après le dessin de face. Cette contradiction d'un auteur ayant étudié soigneusement les choses, s'explique aisément parce que l'on n'accordait guère d'attention jusqu'ici à l'orientation précise des divers segments des membres, et que dans le désir de représenter nettement certains détails importants, ici le doigt de l'aile, on sacrifiait volontiers la figuration des autres parties. La figure de profil, que nous reproduisons (fig. 67), est une preuve frappante de cette manière de procéder, et comme elle présente une déformation pouvant donner lieu à des erreurs d'interprétation importantes, nous y insisterons un peu, non pas tant pour la critiquer en elle-même que pour faire ressortir les

inconvénients de certaines reconstructions insuffisamment précises, et qui pullulent dans les plus récents ouvrages.

L'auteur prévient que, pour les convenances du dessin, l'aile a été représentée beaucoup plus fortement reployée qu'elle ne l'est dans le vol. Le raccourci du profil d'une aile étendue présente évidemment des difficultés de dessin considérables et il ne permettrait pas de représenter les différents os aussi clairement qu'ils le sont dans la figure, mais le mode de représentation adopté a entraîné une position inadmissible de l'aile, ce qui déroute absolument l'observateur non prévenu, surtout

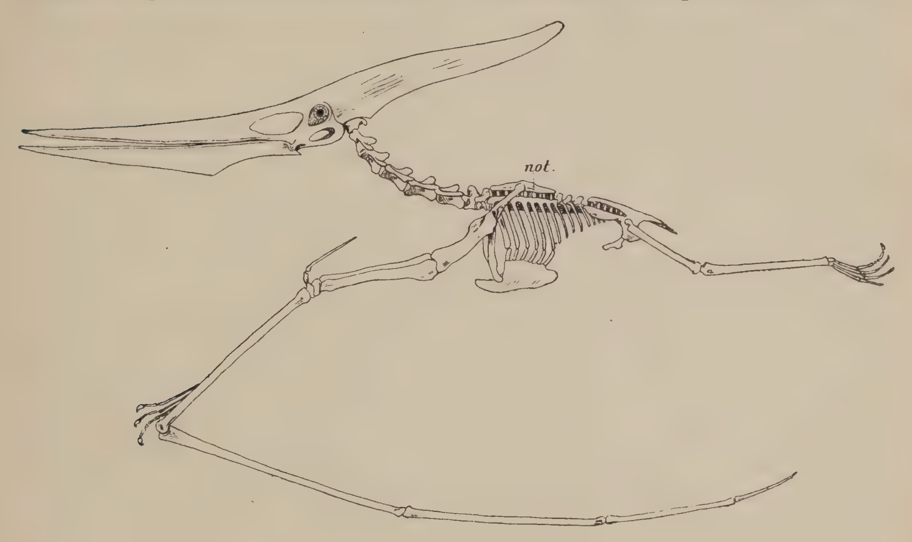


Fig. 67. — *Reconstruction de* Pteranodon ingens, d'après Eaton, *profil gauche.* *not.*, notarium.

lorsque, comme le fait Abel, on répète cette figure sans rappeler l'indication donnée par l'auteur. En effet le distum de l'humérus est dirigé en avant, contrairement à ce que l'on observe chez tous les Tétrapodes, sauf les Tortues, et si chez ces dernières cette direction anormale est possible, parce qu'elle est immédiatement corrigée par la direction de l'avant-bras et de la main qui se disposent en dessous (Tortues terrestres) ou en dehors (Tortues marines), il n'en pourrait pas être de même chez les Ptérosauriens.

En effet, ou bien au repos l'avant-bras se fléchissant sur le bras comme d'habitude, les deux avant-bras viendraient se croiser sur la ligne médiane ventrale, ou bien cette flexion ne se produirait pas et l'avant-bras devrait rester constamment étendu sur le bras, situation encore plus anormale; et quel muscle soutiendrait ces deux premiers

segments du bras ainsi tendus en avant de leur point d'appui dans la cavité glénoïde ? En outre cette position forcerait, comme on est obligé de le faire dans le dessin ,à admettre que la main est coudée sur l'avant-bras, contrairement à ce que l'on peut supposer d'après toutes les reconstructions bien faites du carpe, aussi bien que d'après la grande mobilité du doigt de l'aile, car toutes les fois qu'on trouve une articulation très mobile, elle n'est point précédée d'une autre articulation également mobile dans le même sens. Mais il n'est pas besoin de creuser plus profondément les impossibilités que ce dessin suppose, puisque dans sa reconstruction vue par la face ventrale, l'auteur représente parfaitement l'humérus avec sa position habituelle, c'est-à-dire dirigé en arrière, et un poignet continuant directement l'avant-bras.

Avant d'abandonner l'aile, il faut encore signaler quelques remarques montrant combien cet organe diffère de ceux qui le représentent chez les Oiseaux et chez les Chiroptères. Dans ces deux groupes le ou les muscles tenseurs de l'aile et dont le tendon est placé dans le bord antérieur du propatagium vient s'insérer sur le dernier segment de l'aile qu'il contribue à étendre dans le moment même où l'aile s'ouvre. Chez les Ptérosauriens ce muscle, si l'on en juge par les pièces squelettiques qu'on lui rattache, ne s'étend point jusqu'au dernier segment, mais s'arrête bien avant, en un point dont il ne peut modifier la direction, parce que d'une part le poignet n'est pas susceptible de mouvements un peu étendus, et que d'autre part le grand développement de l'articulation métacarpo-phalangienne du doigt de l'aile, c'est-à-dire la poulie si profonde du métacarpien, la crête du proximum de la phalange et l'espèce d'olécrâne phalangien qui surmonte ce dernier montrent à l'évidence que la flexion du dernier segment se fait à ce niveau et pas ailleurs. Par conséquent le tenseur de la membrane alaire antérieure n'agit point comme chez les autres voiliers connus.

Il y a encore d'autres problèmes ardus à propos de l'aile. On sait que la ceinture pectorale des Ptérosauriens ressemble assez à celle des Oiseaux, sauf l'absence de clavicule. Le scapulum est en sabre comme chez ces derniers, le coracoïde est aussi en forme de colonne aplatie, et il s'unit au précédent en formant un angle coraco-scapulaire très voisin de celui des Oiseaux. La cavité glénoïde siège aussi dans la partie dorsale du tronc, mais elle diffère un peu de celle des Oiseaux. Elle n'a pas la forme d'un coin à sommet ventral, mais bien d'une selle à peu près comme chez les Sauriens. Toutefois la concavité de la selle, dirigée de haut en bas comme chez ces derniers, est tournée en sens inverse, c'est-à-dire regarde en avant et en dehors et non en arrière.

La tête de l'humérus présente une forme bizarre et elle offrirait chez

les *Ramphorhynchus* d'un côté et les Ptérodactyles de l'autre deux dispositions passablement différentes. Chez *Rhamphorhynchus* elle est aplatie dorso-ventralement, tandis que son distum (axe bitrochléen) est vertical. Elle présente un trochanter médial peu développé et un trochanter latéral très fort, au contraire, se détachant à angle droit du corps de l'os comme une large crête delto-pectorale, mais dirigée horizontalement et non verticalement comme chez les Oiseaux. Entre les deux trochanters se trouve la surface articulaire non point saillante en condyle, mais concave, contrairement à ce que l'on voit chez tous les Tétrapodes. Cette concavité embrasse aisément la selle glénoïdale et l'articulation de ces deux parties doit être assurément très solide, mais elle ne doit permettre en revanche que des mouvements d'étendue assez restreinte, d'autant plus que les bords dorsal et ventral de la selle sont limités par des lèvres saillantes. Par conséquent les mouvements de l'humérus devaient différer beaucoup de ce qu'ils sont chez les Chauves-Souris et chez les Oiseaux, et aussi bien à son attache que dans son segment terminal l'aile de ces Ptérosauriens se montre comme très spéciale.

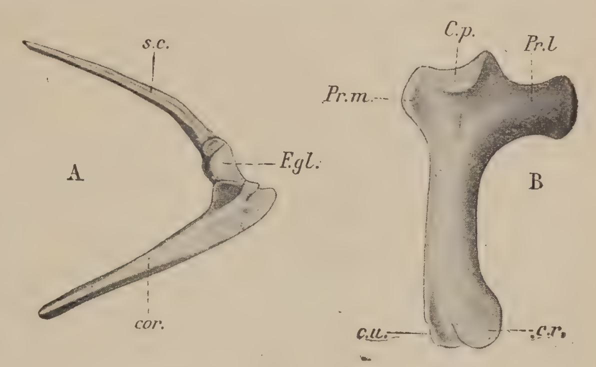


Fig. 68. — *Ceinture scapulaire et humérus de* Rhamphorhynchus Kokeni, *d'après* Plieninger.
A, ceinture scapulaire droite vue latéralement, 2/3 gr. nat. *cor.*, coracoïde ; — *F. gl.*, fosse glénoïde ; — *sc.*, scapulum. B, humérus droit vu dorsalement 2/3 gr. nat. *c. r.*, condyle radial ; — *c. u.*, condyle cubital ; — *c. p.*, tête articulaire ; — *Pr. l.*, processus latéral ; — *Pr. m.*, processus médial.

On décrit la tête humérale des Ptérodactyles comme munie d'un condyle saillant à la place de la concavité signalée chez *Ramphorhynchus*. Plieninger place même cette saillie sur le processus médial, presque en dehors de l'axe du corps de l'os, ce qui est assez singulier au point de vue mécanique. Quoiqu'il en soit cette aile devait être évidemment beaucoup plus libre que dans le cas précédent.

Pour en finir avec l'aile il faut encore signaler la position singulière que lui donne Seeley, en dehors du vol. Pour cet auteur, les Ptérosauriens se tenaient sur le sol comme les Quadrupèdes à membres dressés. L'aile avait alors ses différents segments dans un plan parasagittal, comme le membre antérieur d'un Chien par exemple. L'humérus avait

son distum dirigé en bas et en arrière, l'avant-bras oblique d'arrière en avant et de haut en bas se continuait par le poignet et par les métacarpiens qui avaient la même direction que lui ; les doigts libres formaient avec leurs métacarpiens un angle ouvert en haut et en avant et reposaient à plat sur le sol par leur face ventrale, comme chez les digitigrades ; le dernier doigt, fortement fléchi contre la face postérieure de l'avant-bras se relevait presque verticalement en arrière de ce dernier.

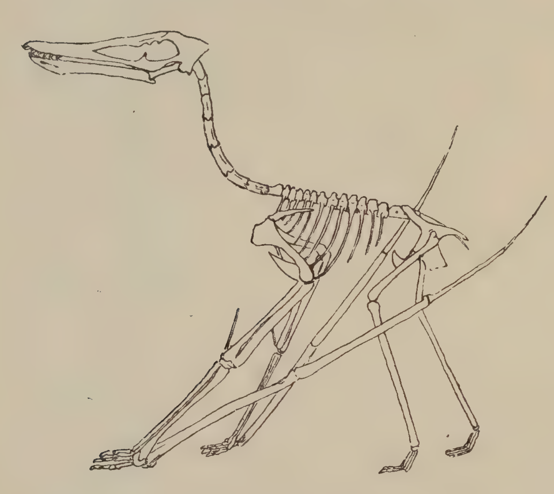


Fig. 69. — *Cycnorhamphus suevicus*, d'après Seeley.

Une telle attitude est bien invraisemblable, en effet la cavité glénoïde regardant, non point en bas, comme chez les quadrupèdes à membres dressés, mais en dehors et en avant ne permettrait point à l'humérus de se diriger en bas comme il le fait dans les figures de Seeley. De plus cette attitude supposerait un écart de 90° dans les deux positions fonctionnelles du membre, c'est-à-dire dans la marche et dans le vol. Or un muscle ne peut guère fonctionner utilement dans deux positions aussi différentes du levier auquel il s'attache. Enfin le déploiement du doigt de l'aile dans le plan horizontal ne pourrait se faire qu'après que le membre aurait été relevé à angle droit de sa situation primitive, c'est-à-dire relativement tard, tandis que ce déploiement accompagne d'habitude le premier mouvement du membre s'apprêtant au vol. Pour toutes ces raisons je crois que l'attitude représentée par Seeley n'est pas possible et que les Ptérosauriens rampaient sur le sol, à l'aide de leurs membres orientés dans un plan horizontal, à peu près comme les Chiroptères, sauf que leur membre postérieur ne présentait pas la curieuse inversion qu'il montre chez les Chauves-Souris (voy. p. 405).

La ceinture scapulaire des Ptéranodontes présente une disposition spéciale. Chez ces animaux les apophyses épineuses des vertèbres dorsales sont soudées en une lame continue le *notarium* qui offre à droite et à gauche une fossette dans laquelle vient s'implanter l'extrémité distale du scapulum. Cette articulation inattendue de l'omoplate donne à toute la ceinture une solidité et une résistance dont on comprend bien

l'utilité en pensant à l'envergure énorme (six à huit mètres) de ces animaux. Mais cela ne confère aucunement à cette ceinture les caractères d'un bassin. Les détails exposés plus haut sur les rapports des deux ceintures avec les muscles et la paroi de l'hyposome montrent les différences profondes qui séparent le bassin de la ceinture scapulaire, et l'appui tout secondaire que cette dernière peut prendre sur la colonne n'enlève rien à ces différences.

Membre postérieur. — Le bassin des Ptérosauriens diffère assez dans les divers genres. Le sacrum est formé d'un nombre variable de vertèbres ; chez les Ptéranodontes il se rapproche assez, par la fusion complète de ses vertèbres, de celui des Oiseaux, bien qu'on ne puisse naturellement pas le comparer trait à trait à ce dernier. L'ilion est partout horizontal, parallèle à la colonne vertébrale, avec une partie pré-acétabulaire et une partie post-acétabulaire plus ou moins allongées. L'ischion est large, souvent confondu avec le pubis dont le sépare seulement un trou obturateur très réduit. Il forme toujours une symphyse. D'autre part il existe un os ressemblant un peu au pubis des Crocodiles et attaché au bord cranial de l'ischio-pubis. Cet os, *prépubis* de SEELEY, tantôt se soude avec son similaire sur la ligne médiane en donnant une symphyse, tantôt se dirige en avant. L'acétabulum, arrondi, ou ovale à grand axe horizontal, regarde latéralement. Il n'est jamais perforé et ne laisse pas apercevoir de traces de l'attache d'un ligament rond.

Le fémur ressemble un peu à celui des Mammifères par sa tête articulaire portée par un col allongé, et par son trochanter externe. Mais le col prolonge presque directement l'axe du fémur au lieu de s'en écarter, comme chez les Mammifères, et la tête articulaire n'est portée que très légèrement en avant et en dedans. La surface articulaire de la tête n'est point sphérique, mais légèrement ovale (WILLISTON). Le distum fémoral présente deux condyles peu saillants. La jambe est formée par un tibia allongé et droit, assez voisin de celui des Oiseaux, bien que dépourvu de crête antérieure à son proximum, et par un péroné rudimentaire ou même manquant tout à fait. Le distum tibial est creusé d'une gorge comme chez les Oiseaux, et cette gorge est aussi formée dans certains cas par les os de la première rangée tarsienne fusionnés avec le tibia. Le pied, en dehors d'un tarse à deux rangées d'os dont la première peut s'unir au tibia, comprend quatre métatarsiens, les quatre premiers; le cinquième est le plus souvent rudimentaire. Il y a quatre doigts terminés par des griffes. La forme du pied diffère suivant les genres : tantôt les métatarsiens et les doigts sont écartés au point que l'on a admis

l'existence entre eux d'une palmure, tantôt ils sont resserrés comme dans les animaux digitigrades.

Qu'elle était l'orientation de ce membre ? On a déja vu que Seeley lui donne la situation dressée. Cuvier se demandait même si le Ptérodactyle n'avait pas la station bipède, mais c'est bien invraisemblable. La brièveté de la partie post-acétabulaire du bassin ne fournissant pas aux muscles postérieurs de la cuisse un bras de levier suffisant pour permettre de soutenir le train antérieur alourdi par les grandes dimensions de la tête et du squelette de l'aile.

L'orientation sagittale du membre est contredite aussi par ce fait que l'acétabulum regarde en dehors, et non en bas comme il le devrait pour recevoir un fémur vertical. Ensuite la tête articulaire n'est pas régulièrement sphérique comme chez les Mammifères ou les Oiseaux, mais plutôt ovale. On peut donc supposer qu'elle se mouvait dans le plan horizontal, et que le membre tout entier était étalé dans ce plan. C'est d'ailleurs l'opinion adoptée par Williston pour le membre postérieur des Ptéranodontes, mais il se peut aussi que certains genres aient eu une allure un peu différente. Toutefois il semble que l'orientation horizontale du membre postérieur est indispensable pour tendre convenablement le patagium. Elle est du moins la disposition qui se prête le mieux à donner de l'étendue à ce dernier. Un membre dressé réduit forcément la surface tendue, car le patagium ne s'insère guère plus loin que le genou et en même temps la portion de cette membrane unie au membre postérieur prend une situation verticale comme le membre lui-même et qui est très peu favorable à son fonctionnement.

BIBLIOGRAPHIE

(*Sauriens, Chéloniens, Crocodiliens*).

Bojanus. — *Anatome testudinis europaeae*, 1819-1821.

Meckel (J.-F.). — *Traité d'Anatomie comparée*, trad. française, t. II, 1828 (squelette) et t. V, 1829 (myologie).

Duméril (A.-M.-C.) et Bibron (G.). — *Erpétologie générale*, 9 volumes, Paris, 1834-1854.

Rathke (H.). — *Ueber die Entwickelung der Schildkröten*, 1848.

Gorski. — *Einige Bemerkungen über die Beckenknochen der beschuppten Amphibien* ; in Joh. Muller's Archiv p. 382, 1858.

Rathke (H.). — *Untersuchungen über die Entwickelung und der Körperbau der Crocodile*, 1866.

Haughton (?.). — *On the Muscular Anatomy of the Crocodile*. Proc. of the Royal Irish Acad., vol. IX. Part III. Dublin, 1866.

Günther (A.). — *Contributions to the Anatomy of Hatteria* ; Philos. Tansact. of the royal Society of London, 1867.

Fürbringer (M.). — *Zur vergl. Anatomie der Schultermuskeln* ; Morphol. Jahrb. Bd. 1, p. 636-816, 1876.

Gapow (H.). — *Untersuch. über die Bauchmuskeln de Krokodile, Eidechsen und Schildkröten* Morphol. Jahrb, Bd. 7, p. 57-100, 1882.

— *Beiträge zur Myologie der hint. Extramitäten der Reptilien*. Morphol. Jahrb. Bd. 7, 1882, p. 329-466 mit Taf. XVII-XXI.

Brehm (A.-E.). — *Les Reptiles et les Batraciens*, trad. franç. par Sauvage, Paris, J.-B. Baillière et fils, 1885.

Bland Sutton. — *The nature of ligaments*, part IV. Journ. of. Anat., vol. 20, 1886.

Hoffmann (C.-K.). — In Bronn's Thier-Reich, I Schildkröten. II Eidechsen, Wasserechsen, 1890.

Zittel (C.). — *Traité de Paléontologie*. T. III, 1893. (Voir aussi la nouvelle édit. allem., indiquée à la bibliographie générale).

Saville Kent (W.). — *Bipedal locomotion among existing Lizards*. Proc. Intern. Cong. Zool., 1898, p. 168.

Gadow (H.). — *Amphibia and Reptiles*. Cambridge Natural History, vol. VIII, 1901.

V. Huene (F.). — *Beiträge zur Lösung der Praepubisfrage bei Dinosauriern und anderen Reptilien*. Anat. Anz. Bd. XXXIII, 1908.

Sieglbaur (F.). — *Zur Anat. d. Schildkröt-Exträmitäten*, Arch. f. Anat. und Phys., 1909.

Thévenin (Ar.). — *Les plus anciens quadrupèdes de France*. Ann. Paléont., t. V, 1910.

— Le Dyrosaurus des phosphates de Tunisie. Ann. Paléont., t. VI, 1911.

Zur Strassen (O.). — *Brehms Tierleben*. Vierte Auflage. Lurche und Kriechthiere, 1912.

Gregory (W.-K.) and Camp (C.-L.). — *Studies in Comparative Myology and Osteology*. Bulletin of the Americ. Museum of Natur. Histor., vol.. XXXVIII., art XV, p. 447-563. New-York 31 décembre 1918.

(*Reptiles fossiles*).

En plus des ouvrages de Zittel, Sm. Woodward, Jaeckel, Abel, Lull, Osborn, cités à la bibliographie générale, consulter :

Pour les Dinosauriens :

Dollo (L.). — *Les Iguanodons de Bernissart*. Revue des questions scientifiques, 9me année 3e livre, juillet 1885. Bruxelles.

— *Note sur les ligaments ossifiés des Dinosauriens de Bernissart*. Archives de Biologie de v. Beneden et van Bambeke., t. VII, 1887.

— *Sur la signification du trochanter pendant des Dinosauriens*. Bullet. scient. de la France et de la Belgique, 1888.

— *Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire*. Bull. soc. Belge Géol. Paléont. Hydrol. XIX. Bruxelles, 1905, p. 441.

— *Les allures des Iguanodons d'après les empreintes des pieds et de la queue*. Bull. scient, de la France et de la Belgique, t. 40, 1906.

V. Huene (F.). — *Uber die Dinosaurier der aussereuropaïschen Trias*. Geolog. und Paläont.. Abh. herausgeg. von E. Koken. Bd. VIII, Iena, 1906.

Hay (O.-P.). — *Locomotion of the Dinosaurs*. Proc. Washington Acad. of Sciences, XII, 1910.

Brown (B.). — *Corythosaurus casuarius*. Bulletin Amer. Mus. Natural History, vol. XXXV, 1916.

Osborn (H.-F.). — *Skeletal adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus*. Bullet. Americ. Mus. of Natur. History, vol. XXXV, 1916.

Pour les Ptérosauriens :

Cuvier (G.). — *Reptile volant*. Ossements fossiles., vol. 5, 2e partie, 1835.

Williston (S.-W.). — *Restoration of Ornithostoma (Pteranodon)* Kansas Univ. Quart. Journ., VI, 1897.

Seeley (H.-G). — *Dragons of the air.*, London, 1901.

Lucas (F.-A.). — *The Greatest Flying Creature, the Great Pterodactyl Ornithostoma*. Ann. Report Smithson. Inst. Washington, 1902.

Williston (S.-W.). — *The Fingers of Pterodactyls*. Geolog. Magazine. Dec. V, vol. 1, 1904.

Plieninger (F.). — *Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens*. Palaeontographica Bd. LIII. Stuttgart, 1907.

Eaton (G.-F.). — *Osteology of Pteranodon*. Memoirs Connecticut Acad. of Arts and Sciences, vol. II, 1910.

Stromer (E.-V.). — *Bemerkungen zur Rekonstruktion eines Flügsaurier Skelettes*. Monatsberichte der deutschen Ges. 62 Bd., 1910.

Branca (W.). — *Fossile Flügtiere und Erwerb des Flügvermögens*. Abhandl. d. konig. Preuss. Akad. d. Wissensch, 1908.

Harlé (Ed.) et (And). — *Le vol des grands Reptiles et Insectes disparus semble indiquer une pression atmosphérique élevée*. Bullet. Soc. géol. de France, 4e série, t. II, 1911.

Stromer (E.). — *Rekonstruktionen des Flügsauriers Rhamphorhynchus Gemmingi*. Neues Jahrb. f. Mineralog. Geolog. u. Paleont. Bd. II, 1913.

Jaeckel (O.). — *Die Flügelbildung der Flügsaurier und Vögel*. Anat. Anz. Bd. 48, 1915.

CHAPITRE IV

MEMBRES ET CEINTURES DES OISEAUX

Les Oiseaux sont des Sauropsidés très partiouliers, dont toute l'organisation est dominée par leur fonction principale, celle du vol. Leur température fixe et leur circulation double et complète les ont fait séparer des Reptiles, mais ces deux caractères ne les rapprochent aucunement des Mammifères, car ils ont été acquis par d'autres moyens que chez ces derniers et sans faire disparaître les traits reptiliens dans l'organisation avienne. En effet la ceinture pelvienne des Oiseaux a les mêmes rapports et beaucoup de caractères de celle des Sauropsidés. Elle est située comme celle-ci en avant de la terminaison du cœlome qui se prolonge assez loin en arrière de la cavité cotyloïde. Leur ceinture pectorale se combine avec le thorax en une cage zono-thoracique comme chez les Reptiles. Enfin sans parler des autres traits communs (hématies nucléées, formations cornées abondantes dans les téguments, élimination d'acide urique non d'urée), la musculature des membres vient encore confirmer leurs affinités avec les Sauropsidés et les séparer tout à fait des Mammifères.

I. — Ceinture pelvienne.

Le bassin des Oiseaux se distingue à première vue par son grand développement qui lui fait occuper une partie toujours très importante du tronc, et par l'absence de symphyses. L'ilion prend un développement considérable, tant dans sa partie préacétabulaire que dans la partie postacétabulaire. D'abord en rapport, chez l'embryon, avec deux vertèbres seulement, situées vis-à-vis de l'acétabulum et que l'on appelle pour cela acétabulaires ou sacrées primitives, il s'étend en arrière et en avant, captant, dans les deux sens, plusieurs vertèbres qui s'ajoutent aux deux premières et forment un sacrum comprenant de 9 à 16 vertèbres chez les Carinatés et plus encore (22) chez les Ratités. Le nombre des vertèbres du tronc situées en avant du sacrum est, par suite, presque toujours plus faible, de deux ou de plusieurs chiffres, que celui des vertèbres englobées dans le sacrum et ne le dépasse d'une vertèbre qu'exceptionnellement. Le nombre des vertèbres captées n'est

pas toujours le même dans les différents individus d'une espèce et le bassin d'un jeune peut avoir une vertèbre en avant et deux vertèbres en arrière de moins que celui d'un individu âgé.

La constitution du sacrum et son mode d'union avec l'ilion doivent être examinés de plus près. S'étendant très loin en avant, le sacrum comprend une ou deux vertèbres dorsales munies de côtes (les dernières fausses côtes) et dont l'apophyse transverse s'unit à l'ilion en s'appuyant contre sa face ventrale, tandis que la côte peut rester libre au-dessous de l'ilion ou s'accoler à lui (fig. 70). Les vertèbres suivantes (lombaires, lombosacrées, et sacrées), n'ont plus de côtes véritables, mais, dans leur plus grand état de développement, elles possèdent de chaque côté deux appendices latéraux s'étendant transversalement, et dont l'un, dorsal, répond à l'apophyse transverse, tandis que l'autre, ventral, représente la partie proximale de la côte. Ces deux prolongements n'existent simultanément dans une vertèbre qu'en deux points du sacrum ; premièrement au milieu de la portion préacétabulaire de l'ilion, là où cet os, d'abord vertical, se renverse en dehors et devient horizontal, ensuite au niveau des véritables sacrées, ou un peu en arrière d'elles. Dans ces deux points les appendices latéraux des vertèbres, écartés l'un de l'autre à leur attache sur la vertèbre, se rapprochent vers leurs extrémités, qui s'appuient à l'ilion séparément ou après s'être réunies entre elles ; mais, que cette réunion ait eu lieu ou non, ils forment toujours un double arc-boutant comprenant une branche ventrale, la côte, une dorsale, l'apophyse transverse, et cet arc unit très solidement l'ilion à la colonne sacrée. Entre ces deux points les apophyses ventrales ou costales manquent plus ou moins complètement, leur disparition se faisant suivant les espèces soit d'une manière brusque, c'est-à-dire dès la vertèbre suivant celle qui en possédait, soit au contraire progressivement. L'absence de ces apophyses costales, ou le moindre développement de leur saillie intra-pelvienne, contribuent à la formation de fosses plus ou moins profondes, les *fosses rénales* dans lesquelles se logent les divers lobes du rein. La fosse rénale antérieure

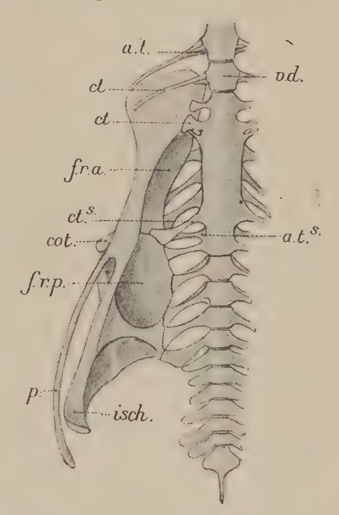


Fig. 70. — *Bassin de Pigeon jeune, face ventrale.*

a. t., apophyse transverse ; — *a. t*s, apophyse transverse sacrée ; — *c. t.*, côte ; — *ct*s, côte sacrée ; — *cot.*, cavité cotyloïde ; — *f. r. a.*, fosse rénale antérieure ; — *f. r. p.*, fosse rénale postérieure ; — *isch.*, ischion ; — *p.*, pubis ; — *v. d.*, vertèbre dorsale.

est comprise entre les vertèbres lombaires et les sacrées vraies ; la postérieure s'étend en arrière des sacrées vraies, son toit est en partie formé par la concavité offerte par l'ilion sur les côtés du sacrum, en partie par les apophyses des dernières sacrées.

En arrière de la dernière dorsale jusqu'aux dernières vertèbres sacrées, chez l'adulte, tous les corps vertébraux du sacrum sont parfaitement soudés entre eux et ne laissent point apercevoir de traces de suture. Ils forment une colonne osseuse lisse, plus large dans sa partie lombo-sacrée où elle offre un renflement ovalaire ou fusiforme destiné à loger le renflement rhomboïdal de la moelle, et qui se termine au niveau de l'acétabulum. En arrière de celui-ci la colonne sacrée va en diminuant progressivement de diamètre pour se continuer régulièrement avec les vertèbres caudales.

L'articulation du sacrum avec l'ilion ne se fait point suivant une ligne droite, mais suivant deux courbes concaves consécutives, regardant toutes deux en dehors (fig. 71). La première s'étend de l'extrémité craniale du sacrum jusqu'à une ligne transversale menée par les deux acétabulum, la seconde de ce point à l'extrémité caudale du sacrum. La plus grande largeur du sacrum est située entre ces deux courbes, c'est-à-dire dans le plan acétabulaire. L'union entre le sacrum et l'ilion se fait soit par synostose (vertèbres lombaires), soit par symphyse, soit par suture.

L'ilion n'est point comprimé latéralement comme chez les Reptiles, mais au contraire, plus ou moins aplati ; il forme un large toit à la cavité viscérale, agrandie ici surtout pour servir de réceptacle aux sacs aériens. On lui distingue deux parties : préacétabulaire et postacétabulaire. La première est concave en haut et en dehors. Son bord médial s'élève au-dessus de la colonne vertébrale qu'il recouvre plus ou moins par sa portion antérieure arrivant même parfois jusqu'à se rencontrer avec celui du côté opposé de manière à former un toit au-dessus de la colonne et de ses muscles. La partie postacétabulaire est convexe en dessus, concave ventralement. Elle forme avec la partie correspondante du sacrum et avec l'ilion de l'autre côté une large surface plus ou moins bombée, le *bouclier tergal* (Alph. Milne Edwards). Les deux parties de l'ilion se continuent l'une dans l'autre suivant une ligne oblique en avant, allant de l'apophyse ilio-fémorale au bord interne de l'ilion. Cette ligne se poursuit en avant dans le bord médial de la portion préacétabulaire, en arrière dans le bord latéral de la portion postacétabulaire et forme ainsi une longue crête en S parcourant toute la longueur du bassin, la ligne *ilio-ischiatique*, (Alph. Milne-Edwards), lieu de très importantes insertions musculaires.

La cavité cotyloïde est hémisphérique, avec son fond perforé sur le squelette sec. Au niveau de son bord postéro-supérieur existe une petite apophyse articulaire saillante latéralement, et qui s'appuie sur le sommet du fémur, en dehors de la tête fémorale enfermée dans la cavité cotyloïde. C'est l'apophyse *anti-trochantérienne* des auteurs, que l'on a signalée aussi chez certains Ornithischiens. Cette apophyse entre bien en rapport avec le trochanter par une facette de son bord externe, qui glisse sur une surface articulaire du trochanter, mais ce n'est pas là sa connexion la plus importante. En réalité son rôle est de faire reposer le bassin sur le sommet de la diaphyse fémorale avec lequel elle entre largement en rapport. C'est avant tout la portion portante du bassin et, pour rappeler ses rapports avec le fémur, nous l'appellerons désormais l'*apophyse ilio-fémorale* (fig. 72). L'articulation de la hanche des Oiseaux offre une structure très particulière. Le bord de la cavité cotyloïde forme une bande articulaire continue, contrairement à ce que l'on observe chez les Crocodiles ou les surfaces articulaires du cotyle sont très écartées les unes des autres. Cette bande est plus large en bas qu'en haut où elle est réduite à une mince bordure. Elle agit donc surtout par sa partie ventrale et sert à supporter par elle le fémur dans le vol ou dans le lever. Le pourtour de la cavité cotyloïde est formé à peu près par moitiés égales par l'ilion et par l'ischion (fig. 74). Le pubis n'y prend pour ainsi dire aucune part et ne se montre que sur une faible étendue du bord externe de la bande articulaire. Pour former l'acétabulum, l'ischion se bifurque en deux branches, l'une dorsale, l'autre ventrale, qui rappellent un peu ce que l'on voit chez les Crocodiles, mais qui ne constituent plus deux portions séparées de la surface articulaire, et qui d'ailleurs sont autrement orientées (fig 74).

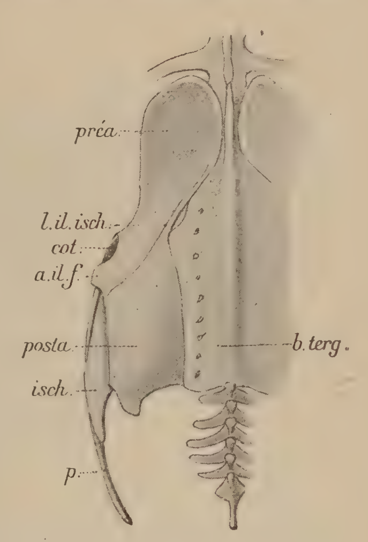


FIG. 71. — *Bassin de Pigeon adulte, face dorsale.*

a. il. f., apophyse ilio-fémorale ; — *b. terg.*, bouclier tergal ; — *cot.*, cavité cotyloïde ; — *isch.*, ischion ; — *l. il. isch.*, ligne ilio-ischiatique ; — *préa.*, portion préacétabulaire de l'ilion ; — *posta.*, portion postacétabulaire de l'ilion ; — *p.*, pubis.

Corrélativement à la forme des surfaces articulaires du bassin pour la jambe, la tête du fémur présente une structure tout à fait particulière, bien différente de celle des Reptiles étudiés jusqu'ici. Elle possède une tête articulaire sphérique (fig. 73) portée par un col

rétréci placé sur le bord interne du proximum fémoral. Cette tête s'articule avec le cotyle, mais elle n'a pas la charge de supporter le poids du corps qui repose tout entier, par l'apophyse ilio-fémorale, sur une facette articulaire spéciale, ménagée à l'extrémité supérieure de la diaphyse, et qui s'étend entre le col fémoral en dedans et le trochanter externe qui la borne en dehors. Il y a donc un dédoublement du proximum fémoral en deux parties : 1° la tête cotyloïdienne qui supporte surtout le poids du membre postérieur dans le vol ou dans le lever, comme le montre l'étendue prépondérante de la partie ventrale de la cavité cotyloïde, opposée à l'étroitesse de sa partie dorsale, et, 2° la surface diaphysaire, qui supporte l'apophyse ilio-fémorale par laquelle le poids du corps est transmis à la jambe dans la station sur le sol. La cavité cotyloïde est située à un niveau élevé, et très peu en dessous de la colonne vertébrale, mais à cause de la voussure de l'ilion et de la structure du sacrum, il existe cependant une partie iliaque ou sus-acétabulaire du bassin, dans laquelle se logent les reins.

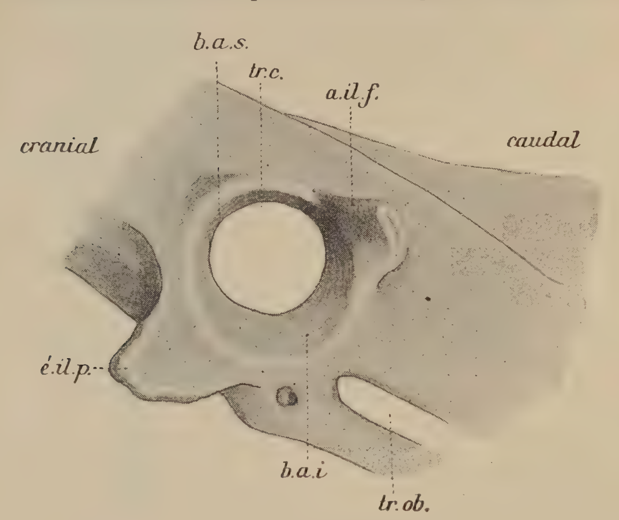


Fig. 72. — *Cavité cotyloïde de Dindon, face latérale gauche.*
a. il. f., apophyse ilio-fémorale ; — *b. a. i.*, bord articulaire inférieur ; — *b. a. s.*, bord articulaire supérieur ; — *é. il. p.*, épine ilio-pectinée ; — *tr. c.*, trou cotyloïde ; — *tr. ob.*, trou obturateur.

Il existe chez certains Oiseaux une épine (épine ilio-pubique), située en avant de la cavité cotyloïde et qui mérite d'attirer l'attention. Chez tous les Carinatés où on l'observe, cette épine se rattache uniquement à l'ilion (Mehnert), mais chez le Casoar elle paraît formée de deux parties (A. Sabatier) l'une, dorsale, d'origine iliaque, l'autre, ventrale, provenant du pubis. Contrairement à l'idée de Marsh cette épine n'a rien de commun avec le prépubis des Ornithischiens.

L'ischion a la forme d'une lame triangulaire dont l'angle antérieur se bifurque pour former le bord postéro-inférieur de la cavité cotyloïde, et dont la base est tournée en arrière. Le grand axe du triangle est à peu près horizontal et se dirige d'avant en arrière. A quelque distance en

arrière de la cavité cotyloïde le bord supérieur de l'ischion se soude au bord latéral de l'ilion, de sorte que l'échancrure comprise d'habitude entre ces deux os (échancrure sciatique) est convertie en un trou qu'il faut se garder de confondre avec le trou obturateur qui, bien que plus réduit, se retrouve cependant en dessous de celui-ci.

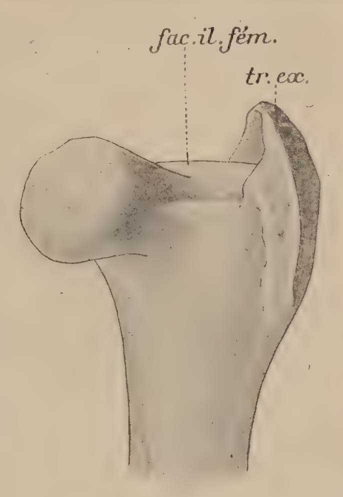


Fig. 73. — *Tête du fémur gauche de Dindon, face craniale.*

fac. il. fém., facette articulaire ilio-fémorale ; — *tr. ex.*, trochanter externe.

Soudé à l'ilion, sans qu'il soit possible d'apercevoir la trace de leur union chez l'adulte, l'ischion continue le pourtour de la voûte dessinée par ce dernier soit en se courbant légèrement, soit au contraire en descendant verticalement, suivant la forme, variable, du train postérieur. Sur son bord ventral l'ischion présente une apophyse obturatrice qui circonscrit un trou obturateur peu développé, ou bien cette apophyse est remplacée par une surface suivant laquelle ischion et pubis s'accolent étroitement. A son extrémité caudale ce bord de l'ischion se prolonge plus ou moins loin pour accompagner le pubis qui lui est accolé, mais il ne le suit jamais sur toute sa longueur. Cet allongement du bord ventral de l'ischion porte l'extrémité caudale de cet os en arrière de la dernière vertèbre sacrée et augmente ainsi le bras du levier qui sert à maintenir le tronc horizontal par l'action des muscles ischio-fémoraux.

Le pubis est représenté par une baguette grêle qui suit le bord ventral de l'ischion et qui comprend une partie juxta-cotyloïdienne, bordant en dessous le trou obturateur, continuée par une partie distale, accolée à l'ischion. Cette dernière est beaucoup plus longue et dépasse largement l'ischion ; puis elle se dirige vers sa similaire du côté opposé, mais sans l'atteindre ; il n'y a pas de symphyse. Toutefois dans la lame fibreuse qui forme la partie moyenne de la paroi abdominale il existe une bande horizontale assez épaisse qui réunit l'un à l'autre les deux pubis et qui complète ainsi le cercle pelvien chargé de soutenir la paroi de la cavité viscérale et de limiter le détroit postérieur du bassin. Il faut remarquer, que, contrairement à ce qui se passe chez les autres Sauropsidés, ce cercle est fourni par le pubis et que l'ischion en est totalement exclu.

Chez les Palmipèdes l'extrémité caudale du pubis se dirige en bas et dessine comme l'amorce de ce que l'on observe chez l'Autruche où les

deux extrémités pubiennes, recourbées vers le sol, se poursuivent et arrivent à se rencontrer sur la ligne médiane en formant une sorte de symphyse qu'il faut bien distinguer cependant des symphyses pubiennes véritables. En effet, cette prétendue symphyse ne forme point une partie

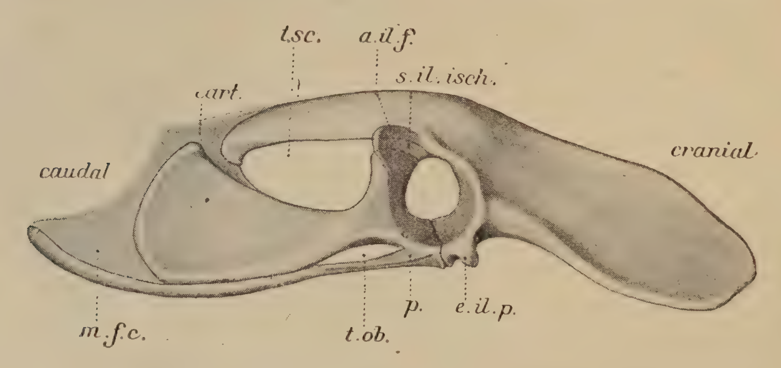


Fig. 74. — *Bassin de Poulet jeune, face latérale droite.*

a. il. f., apophyse ilio-fémorale ; — *cart.*, cartilage ; — *e. il. p.*, épine ilio-pectinée ; — *m. f. c.*, membrane fibro-cartilagineuse ; — *p.*, pubis ; — *s. il. isch.*, suture ilio-ischiatique ; — *t. ob.*, trou obturateur ; — *t. sc.*, trou sciatique.

de l'un des détroits pelviens, mais elle constitue plutôt à la fois un arc-boutant pour les deux côtés du bassin dont l'ilion offre une disposition un peu spéciale au niveau des vertèbres sacrées, et un appendice du bassin destiné à soutenir des viscères très lourds. Le bassin des Ratités présente d'ailleurs d'autres particularités sur lesquelles on reviendra ultérieurement.

Le bassin des Oiseaux est en somme caractérisé par le grand développement de l'ilion et son union avec une longue série de vertèbres, par la direction antéro-postérieure et non plus dorso-ventrale du pubis et de l'ischion, enfin par l'absence de toute symphyse et d'un plancher pelvien horizontal. Ce dernier est représenté, en partie seulement, par l'intervalle compris entre le pubis et l'ischion et qui répond au trou obturateur, mais toute la partie symphysaire manque. Cette disposition, et en particulier la direction antéro-postérieure des parties latéro-ventrales du bassin (pubis et ischion) a été rapportée à l'action de la station bipède, et il est évident, comme on le verra à propos des muscles, qu'elle est effectivement très étroitement liée à ce mode de locomotion. Mais elle répond en même temps à une autre condition, l'augmentation de capacité de la cavité viscérale. En effet en inclinant dans le sens caudal les os ventraux du bassin, la nature allonge d'autant plus la cavité viscérale que la limite postérieure de celle-ci, représentée par la bande fibreuse inter-pubienne, se trouve par là même reportée plus en arrière. Aussi,

chez les Oiseaux, la cavité viscérale se prolonge-t-elle en arrière de la cavité cotyloïde beaucoup plus que chez les Vertèbres tétrapodes à pubis et à ischions formant deux symphyses transversales.

Une coupe transversale passant par les deux acétabulum traverse la partie la plus développée de la cavité viscérale, et les viscères, ou portions de viscères compris en arrière de cette coupe, représentent une partie d'autant plus importante de là masse viscérale, qu'en font partie les extrémités caudales des sacs aériens abdominaux les plus développés de tous. Il ne faut donc pas oublier que le pelvis des Oiseaux est en rapport non seulement avec la mécanique de leur station et les dispositions des bras de leviers squelettiques que celle-ci exige, mais aussi avec un agrandissement considérable de la cavité viscérale, en grande partie destiné à contenir les sacs aériens. Cette seconde condition de la forme du bassin n'est pas moins importante que la première, et nous avons vû, à propos des Dinosauriens, que l'inclinaison en arrière des os ventraux du bassin observée chez les Ornithischiens n'est pas une condition indispensable de l'adaptation à la bipédie de ces animaux, puisque cette allure se rencontre chez leurs proches parents, les Saurischiens, munis d'un bassin à pubis et ischion transversaux comme chez les Reptiles ordinaires.

Muscles de la racine du membre et du bassin. — Les muscles du bassin des Oiseaux se laissent facilement rattacher à ceux des Reptiles, mais ils doivent à la réduction de plancher pelvien et au redressement du membre, qui occupe une direction perpendiculaire à celle qu'il offrait chez les rampants, une disposition nouvelle et certains traits particuliers. D'une manière générale, au lieu d'être horizontaux, ils sont disposés verticalement, dans un plan parasagittal, et pour cela leurs insertions pelviennes se portent sur le bord dorsal du bassin, si bien que les muscles pubo-ischiatiques purement ventraux jusqu'alors étendent leurs insertions jusque sur l'ilion du côté dorsal et perdent toute attache sur le pubis. On peut néanmoins grouper les muscles comme chez les Amphibiens et chez les Reptiles, d'après leur attache à la plaque pelvienne ou à l'ilion.

Muscles profonds du plancher pelvien. Parmi les premiers, voyons d'abord les muscles profonds, c'est-à-dire répondant aux pubo-ischio-fémoraux interne et externe. Ces muscles, on l'a déjà vu, page 35, donnent chez les Vertébrés supérieurs deux sortes de muscles : les uns plus étroitement attachés au plancher pelvien dont ils ne s'écartent guère, ce sont les obturateurs ; les autres, moins étroitement cantonnés sur la plaque pelvienne, ce sont les adducteurs d'un côté et le groupe

psoas-iliaque de l'autre. Chez les Oiseaux, où le plancher pelvien est extraordinairement réduit, le muscle pubo-ischio-fémoral interne ne donne vraisemblablement qu'un seul muscle peu développé, non représenté dans la figure 75, l'*ilio-fémoral interne* qui va d'une partie de la face latéro-ventrale de l'ilion, située au devant de la cavité cotyloïde, à la face interne du proximum fémoral. Bien qu'il soit en dehors du bassin, puisqu'il s'attache sur la face latéro-ventrale de ce dernier, nous le faisons dériver du pubo-ischio-fémoral interne conformément aux homologies générales admises par WILDER (p. 36). Pour GADOW, au contraire, il se rattacherait plutôt au carré des lombes ainsi que le psoas des Mammifères ; mais cette hypothèse explique moins aisément que celle de WILDER l'attache de ces muscles au fémur. En effet s'il est très facile de supposer que le muscle pubo-ischio-fémoral interne s'étende graduellement de la face viscérale du bassin jusque sur la colonne vertébrale, celle-ci étant reliée avec le bassin par des articulations immobiles, il est beaucoup plus difficile de comprendre comment une partie des muscles hypoaxiaux, partant de la colonne, aurait pu passer sur le fémur, mobile, et faisant avec le bassin des angles variables. C'est pourquoi la première hypothèse paraît préférable.

Le pubo-ischio-fémoral externe donne deux muscles : 1° un muscle du plancher pelvien, non représenté dans notre figure, le *m. obturator*, qui, né de la face viscérale de la membrane obturatrice et des os adjacents à cette dernière, sort du bassin par le trou obturateur et va s'attacher à la face externe du trochanter près du m. ischio-fémoral; (ALIX le considère comme l'*obturateur externe* dont une partie aurait passé en dedans par le trou obturateur et s'étalerait à la face interne de l'ischion) et 2° deux muscles, non plus horizontaux comme l'obturateur, mais verticaux : les adducteurs (*m. pubo-ischio-femorales*). De ces deux muscles l'interne, plus médial, naît de la moitié proximale du pubis et de l'ischion et va au tiers distal du fémur ; l'autre, venu des parties les plus éloignées de l'ischion se rend à la partie proximale de la diaphyse fémorale. Bien qu'ils soient appelés pubo-ischio-fémoraux il est rare, comme le fait remarquer ALIX que ces muscles s'attachent au pubis sur lequel ils glissent simplement ; s'ils le font, leur adhérence à cet os est tellement légère qu'il est difficile d'y voir une insertion. Ce trait corrobore l'opinion exprimée plus haut, et d'après laquelle le pubis des Oiseaux, en arrière du trou obturateur, loin de répondre au vrai pubis ne peut être comparé qu'au ligament pubo-sciatique des Sauriens.

En dehors des adducteurs dont il recouvre en partie les insertions pelviennes, se trouve le *m. ischio-femoralis* que l'on compare souvent au carré crural et qui, attaché à la partie postérieure de l'ischion jusqu'à

la ligne ilio-ischiatique, se fixe par son tendon à la face externe du fémur sous le trochanter.

Muscles superficiels du plancher pelvien. Les muscles ventraux superficiels des Sauriens forment deux groupes : le groupe pubo-tibial situé en avant sur le bord cranial de la plaque pelvienne, et le groupe pubo-ischio-tibial placé en arrière. Le premier, comme on l'a déjà vu chez les Crocodiliens, abandonne ses insertions sur le pubis pour les porter sur l'ilion, où il va se mêler ou s'ajouter au muscle ilio-tibial. Il fournit deux muscles au moins : l'*ilio-tibial interne* ou couturier et l'*ambiens* dont nous parlerons plus loin. Le groupe pubo-ischio-tibial, perdant sa partie pubienne en raison même de la réduction du pubis vrai, donne deux muscles : l'*ischio-flexorius* et le *m. caudo-ilio flexorius.* Le premier occupe le bord postérieur de la cuisse et va de l'extrémité caudale et ventrale de l'ischion au bord interne du tibia. Il correspond pour Alix au droit interne de la cuisse. Le second, qui répond au demi-tendineux, a d'abord comme lui une attache sur l'ischion et la conserve encore chez nombre d'Oiseaux, mais, conformément à la tendance qu'ont les muscles de ces animaux à remonter leurs insertions du côté dorsal pour s'adapter à la position verticale du membre, il gagne aussi l'ilion, et même il passe de ce dernier jusque sur les premières vertèbres caudales auxquelles il s'attache par un faisceau plus ou moins volumineux qui reste indépendant sur une assez grande longueur avant de se fusionner avec le corps du muscle. L'ilio-caudo-flexorius se dirige vers le creux du genou, et, avant d'y arriver, reçoit un faisceau musculaire (*accessoire* de l'ilio-caudo-flexorius) venu du distum fémoral, et qui l'aborde presque à angle droit. Ce muscle devient par là un muscle à deux chefs, pelvien et fémoral ; il ne doit pas cependant être confondu avec le biceps fémoral ou *ilio-peronealis*, qui chez les Oiseaux n'a qu'une insertion pelvienne et pas de chef fémoral, mais qui s'attache toujours au péroné, contrairement à l'ilio-caudo-flexorius qui s'insère au bord interne de la jambe.

Muscles insérés sur l'ilion. Les muscles attachés à l'ilion sont représentés chez les Sauriens par trois groupes : ilio-tibialis, ilio-femoralis, ilio-peronalis. Voyons d'abord ce que deviennent chez les Oiseaux les deux derniers.

Un seul muscle répond chez les Oiseaux à l'ilio-femoralis des Sauriens, c'est l'*ilio-femoralis-externus* qui, partant du bord dorsal et externe de l'ilion, au-dessus de l'acétabulum, va s'insérer au milieu de la face externe du trochanter fémoral. Ce muscle répond seul pour Gadow aux fessiers (petit et moyen) de l'anatomie humaine.

L'ilio-peronealis des Oiseaux est un large muscle plat, allant de l'ilion

au péroné, et qui est homologue à la longue portion du biceps crural. Ce muscle s'attache à la partie postacétabulaire de l'ilion, le long de la ligne ilio-ischiatique et se porte vers le genou où son tendon passe sous une arcade fibreuse fournie par le jumeau externe, s'y réfléchit

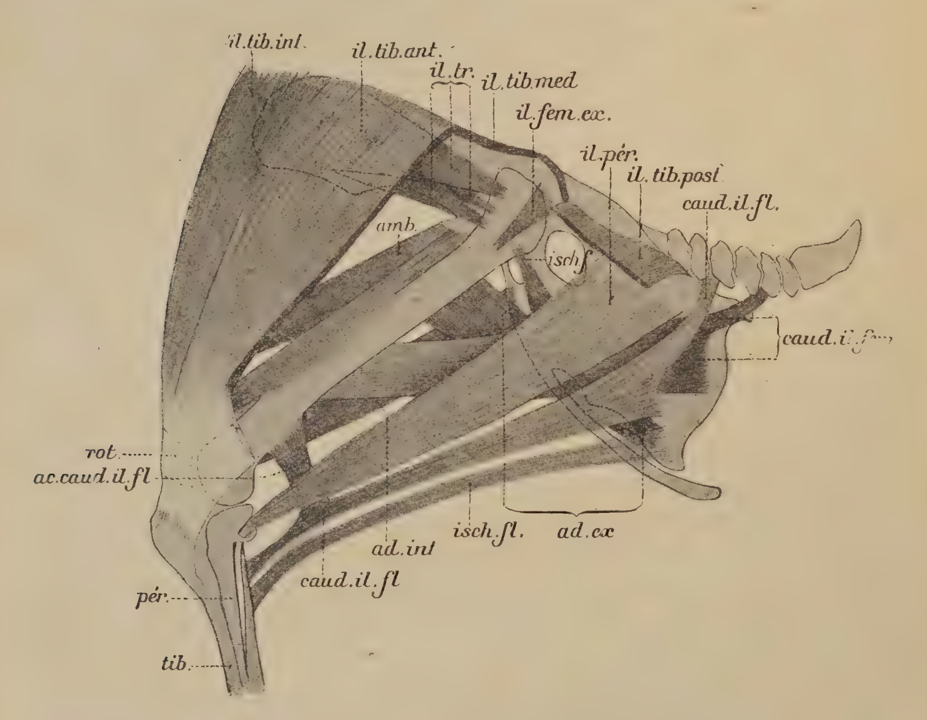


Fig. 75. — *Principaux muscles de la racine du membre postérieur, face latérale gauche* (Schéma).

ac. caud. il. fl., access. caudo-ilio-flexorius ; — *ad. int.*, adductor internus ; — *ad. ex.*, adductor externus ; — *amb.*, ambiens ; — *caud. il. fem.*, caudo-ilio-femoralis ; — *caud. il. flex.*, caudo-ilio-flexorius ; — *il. fem. ex.*, ilio-femoralis externus ; — *il. tib. ant.*, ilio-tibialis anterior ; — *il. tib. int.*, ilio-tibialis internus ; — *il. tib. med.*, ilio-tibialis medius ; — *il. per.*, ilio-peronealis ; — *il. tib. post.*, ilio-tibialis posterior ; — *il. tr.*, ilio-trochanterii ; — *isch. f.*, ischio-femoralis ; — *isch. fl.*, ischio-flexorius ; — *per.*, péroné ; — *rot.*, rotule ; — *tib.*, tibia.

et suit le bord interne du péroné plus ou moins loin avant de s'attacher à cet os.

Le groupe ilio-tibial représenté chez les Amphibiens par un simple muscle, l'ilio-tibialis, se complique chez les Oiseaux par le transfert sur l'ilion du groupe pubo-tibial et par des différenciations secondaires extraordinairement nombreuses. Le groupe pubo-tibial donne deux muscles, l'*ilio-tibialis internus* et l'*ambiens*. Le premier va des apophyses épineuses des deux dernières vertèbres dorsales et du bord antérieur de l'ilion au genou et à la rotule, pour se terminer sur la crête antéro-

interne du tibia. Il est situé en partie sur la face interne de la cuisse dont il forme le tranchant du bord antérieur, et il répond au couturier de l'anatomie humaine. L'ambiens se fixe sur l'épine ilio-pubique, ou, lorsque celle-ci manque, à la surface précotyloïdienne correspondante, puis gagne la face interne du genou pour passer en avant de ce dernier dans un tunnel creusé dans l'épaisseur de l'aponévrose et venir se continuer dans le fléchisseur superficiel des doigts.

Le groupe ilio-tibial se partage pour Gadow en deux lames, une profonde et une superficielle.

La lame profonde donne les muscles ilio-trochantériens et les muscles du triceps fémoral. Superposés au nombre de trois, les muscles ilio-trochantériens s'insèrent sur la surface externe de la portion préacétabulaire de l'ilion et se portent sur la ligne moyenne du trochanter externe du fémur, où ils s'attachent les uns au-dessus des autres. Pour un grand nombre d'auteurs, depuis Vicq d'Azyr, ils représentent le petit et moyen fessiers de l'anatomie humaine. Pour Gadow ces muscles ne répondent point aux fessiers pour deux raisons : d'abord parce qu'ils s'attachent à une partie de l'ilion qu'il regarde comme manquant aux Mammifères, la partie préacétabulaire étant une acquisition spéciale à certains Sauropsidés, ensuite parce qu'ils ne sont pas innervés comme les fessiers, par le sciatique mais par le plexus crural. Les muscles du triceps sont représentés par le *m. rectus femoris* plus ou moins confondu à sa partie supérieure avec l'ambiens et par les deux vastes.

La lame superficielle du groupe ilio-tibial se partage en *m. ilio-tibialis anterior* ou *externus*, *m. ilio-tibialis medius* et *m. ilio-tibialis posterior*. Ces trois muscles forment avec le couturier la vaste nappe superficielle musculo-aponévrotique de la cuisse. Cette nappe musculaire a été considérée par Vicq d'Azyr comme répondant à la fois au couturier, au muscle du fascia lata, et au grand fessier. Dans un sens large cette opinion est pleinement justifiée, mais il faut distinguer plus soigneusement, à la lumière des observations récentes, les différentes parties qui la composent. Le muscle couturier des Oiseaux (m. ilio-tibialis internus) doit être rapporté au groupe pubo-tibial comme on l'a vu plus haut, mais le muscle qui lui fait suite sur le côté externe de la cuisse appartient sans conteste au groupe ilio-tibial, c'est l'*ilio-tibialis anterior* dont les fibres les plus superficielles sont parfois décrites sous le nom d'*ilio-tibialis externus*. Celui-ci naît du bord dorsal de l'ilion par une aponévrose très mince qui laisse plus ou moins transparaître les muscles ilio-trochantériens, puis il s'épaissit en une lame charnue recouvrant la partie antérieure de la face externe de la cuisse. Sa partie profonde, qui suit la face antérieure du fémur, reçoit les fibres des muscles vastes qui

viennent se porter avec les siennes propres sur la rotule. Elle répond évidemment en partie par ses fibres préfémorales au *m. rectus femoris* ou *droit antérieur* de la cuisse, mais ce muscle est peu distinct comme tel à cause de sa continuité avec les fibres superficielles qui forment l'ilio-tibialis externus, et il a été méconnu par divers auteurs dont quelques-uns ont considéré l'ambiens comme représentant le *rectus femoris*, erreur qui doit être évitée.

Les autres muscles issus du groupe ilio-tibial sont les *m. ilio-tibialis medius* et *ilio-tibialis posterior*. Le premier répond au tenseur du fascia lata et à ce fascia lui-même par sa partie aponévrotique, laquelle en passant au-dessus du muscle vaste externe, sur le côté correspondant de la cuisse, s'accole plus ou moins étroitement à lui. En arrière du tenseur, et le continuant sans interruption jusque vers la partie caudale de la crête ilio-ischiatique, se trouve l'*ilio-tibialis posterior* ou grand fessier ou encore fessier postérieur. Ce muscle forme la partie la plus étendue de la nappe superficielle de la cuisse. Il est aussi beaucoup plus épais que le tenseur du fascia et que l'ilio-tibial externe et son action est assez puissante. Se terminant sur le fascia lata et sur l'aponévrose du genou (face externe) puis par elle, sur la crête externe du tibia et sur l'aponévrose jambière, il forme le muscle extenseur superficiel de la jambe (Alix). Doit-on le comparer au grand fessier de l'anatomie humaine ? Évidemment non, il en diffère surtout par ses insertions distales qui sont beaucoup plus superficielles puisqu'elles n'atteignent le fémur que d'une manière indirecte, par l'intermédiaire du vaste externe à qui il se soude plus ou moins par le fascia lata. C'est pourquoi le nom de *fessier postérieur* convient mieux. Le groupe musculaire ilio-tibial reçoit son innervation, de diverses sources : sa partie antérieure est innervée par le plexus crural, la postérieure par le plexus sciatique ; la séparation se fait au niveau de l'ilio-ibialis externus qui est à cheval sur les deux plexus et reçoit des nerfs de chacun d'eux.

Enfin, il reste un dernier muscle à signaler à la cuisse et que nous n'avons pas décrit en même temps que ses voisins immédiats à cause de son origine spéciale, c'est le *caudo-ilio-femoralis*. Il répond évidemment aux muscles caudo-cruraux des Vertébrés inférieurs et l'un de ses faisceaux naît comme chez ces derniers des vertèbres caudales, en particulier des dernières. A cause de la faiblesse de ces vertèbres le faisceau caudal du muscle caudo-ilio-fémoral est peu important et il ne jouerait certainement aucun rôle dans les mouvements de la jambe s'il n'était renforcé par un gros faisceau né de l'ilion qui se joint à lui et qui se rend à la partie moyenne de la diaphyse fémorale en dehors des adducteurs

qu'il recouvre en partie. Ce dernier faisceau peut incontestablement soit maintenir le fémur dans son obliquité moyenne, soit le tirer en arrière ; il prend dans cette action son point d'appui en arrière, sur l'ilion. Son faisceau conjoint, le caudal, n'agit au contraire qu'en sens inverse, comme abaisseur de la queue en prenant son point fixe au fémur.

Contrairement aux muscles du bassin des Reptiles rampants qui se trouvaient groupés essentiellement en une masse horizontale, c'est-à-dire disposée dans le plan même où se meut principalement le fémur, ces mêmes muscles, chez les Oiseaux, sont disposés en une masse verticale et les mouvements du fémur sont eux-mêmes limités à de faibles oscillations en avant et en arrière dans le même plan vertical. L'écart qu'il peut subir et qu'il présente dans certaines attitudes est en effet insignifiant et ne modifie que très peu l'orientation toujours parasagittale du membre. Mais dans cette situation le fémur forme avec l'axe du corps ou avec celui du bassin un angle à peu près constant, l'angle zono-stylique ou ilio-fémoral situé entre le fémur et la partie préacétabulaire de l'ilion. Cet angle se comporte comme les angles poplité et pédieux à la manière d'un ressort actif, de façon à maintenir à peu près constante la position du fémur pendant la station, c'est-à-dire, à empêcher le distum fémoral d'être relevé dorsalement par le poids du corps. Pour cela le fémur est maintenu dans sa position moyenne, soit par des muscles directs, tendus entre le bassin et le fémur (m. adducteurs et m. caudo-ilio-fémoral), soit par des muscles indirects, s'insérant à la jambe, mais qui, en tirant celle-ci en arrière, empêchent le déplacement en avant du genou et contribuent ainsi au maintien du fémur dans sa position moyenne. Ce sont l'ilio-peronealis (biceps), le caudo-ilio-flexorius (demi-tendineux) et l'ischio-flexorius (droit interne). Tous ces muscles sont en même temps rétracteurs du fémur.

Comme antagonistes aux rétracteurs du fémur se trouvent les muscles qui aboutissent à la rotule (couturier, ilio-tibial externe et muscles du triceps crural). Enfin la couche superficielle ilio-tibiale (ilio-tibial externe, tenseur du fascia lata, ilio-tibial postérieur), agit à la fois dans l'extension de la jambe sur la cuisse, en antagoniste par conséquent des muscles rétracteurs, comme écarteur ou abducteur du membre, mais surtout comme organe de contention des muscles de la cuisse par sa portion aponévrotique et cette contention joue un rôle beaucoup plus considérable qu'on ne l'imagine parfois, en donnant un point d'appui périphérique aux masses musculaires et en leur fournissant le cadre de soutien fibreux qui paraît si important pour l'accomplissement de leurs fonctions.

Les muscles ilio-trochantériens, comme les muscles ilio-fémoral externe et interne, et l'obturateur n'agissent que comme rotateurs dans un sens ou dans l'autre, ou pour modifier légèrement la direction des os. Ce sont des muscles manœuvriers (Amans) très importants pour le fini et la perfection de la fonction, car les mouvements des membres ne s'accomplissent pas uniquement dans des plans géométriques comme ceux que nous avons indiqués à la page 9, mais ils comportent des changements de direction plus ou moins marqués dans les divers temps de leur course. Toutefois, comme il est aisé de comprendre que ces manœuvres sont assez différentes suivant les espèces, leur forme et leur manière d'agir, on devine que les muscles qui les exécutent diffèrent aussi, soit dans leur développement relatif, soit dans leurs insertions. C'est pourquoi nous ne nous arrêtons pas davantage sur eux, nous contentant d'avoir attiré l'attention sur les grands muscles qui sont les moteurs principaux, l'arbre de couche (Amans) de la fonction.

Muscles abdominaux. — L'attache de ces muscles au bassin présente quelques particularités liées au développement de la portion préacétabulaire de l'ilion. Celle-ci en effet, — bien différente de la partie la plus craniale de l'ilion des Sauriens qui s'arrête toujours du côté dorsal au niveau de la côte sacrée et ne s'étend pas en dessus d'elle, — se développe du côté dorsal, recouvrant les dernières côtes, si bien que dans la région la plus antérieure du bassin l'ilion n'est point relié à la colonne par les côtes sacrées, formations ventrales, mais par les apophyses transverses, formations dorsales et qui l'abordent elles-mêmes en dessous, c'est-à-dire par sa face ventrale. L'ilion s'écarte donc par conséquent dans cette région de la paroi de l'hyposome pour passer dans l'épisome qu'il recouvre partiellement, surmontant les muscles dorsaux, et cet écartement est surtout marqué à son bord médial et à son extrémité craniale. Naturellement les muscles de la paroi abdominale ne le suivent pas dans ce déplacement et gardent leurs connexions primitives. Il en résulte qu'ils sont disposés de la manière suivante : l'oblique externe naît de la face externe de la plupart des côtes et de leurs apophyses uncinées ; arrivé dans la région du bassin, il s'attache largement au bord caudal de la dernière côte, mais il ne s'insère point à l'ilion qu'il laisse entièrement de côté, pour se porter plus en arrière vers le pubis auquel il s'attache. Au-dessous du bord ventral de l'ilion l'oblique externe est continué par une lame fibreuse qui naît des côtés de la colonne vertébrale et s'étend en bas et en arrière, s'attachant au bord ventral de l'ilion immédiatement au devant de l'acétabulum. Cette toile fibreuse est renforcée, en bas, par les fibres de l'oblique interne qui se portent

du bord ventral du pubis vers les côtes, en haut par quelques fibres musculaires allant du proximum de la dernière côte à la face ventrale de l'ilion ou aux bords latéraux de la colonne, et qui répondent au carré des lombes. Mais ces fibres n'occupent qu'une partie de la membrane fibreuse, et il reste au-devant du bord ventral de l'ilion et de l'acétabulum un espace dans lequel cette membrane forme seule la paroi abdominale. C'est un point faible de cette paroi, mais comme la cuisse, accolée au corps, le recouvre largement, il n'en résulte aucune conséquence fâcheuse.

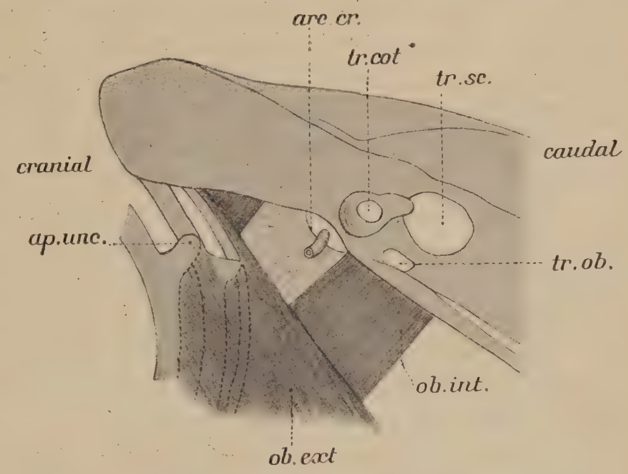


FIG. 76. — *Muscles latéraux de l'abdomen et arcade crurale, face latérale gauche* (Schéma).

arc. cr., fausse arcade crurale ; — *ap. unc.*, apophyse uncinée ; — *ob. int.*, oblique interne ; — *ob. ext.*, oblique externe ; — *tr. cot.*, trou cotyloïdien ; — *tr. ob.*, trou obturateur ; — *tr. sc.*, trou sciatique.

Cette disposition des muscles obliques externes, qui ne s'attachent plus à l'ilion mais seulement au pubis, est assez différente de ce que l'on observe chez les Reptiles, et il n'y a jamais chez les Oiseaux un interstice crural limité par l'oblique externe ou par une bande fibreuse en dérivant, d'une part, et le bord cranial du bassin de l'autre, comme chez les Sauriens, et destiné comme lui au passage de muscles. L'absence d'arcade crurale vraie est en rapport avec celle des muscles pelviens internes passant de la cavité du bassin au membre en se réfléchissant sur le bord du pelvis. Ces muscles font ici totalement défaut et le seul muscle interne du bassin est représenté par l'obturateur qui, traversant le trou de même nom, va s'étaler à la face interne de l'ischion.

Mais s'il n'existe pas d'arcade crurale destinée à livrer passage aux muscles, comme c'était le cas chez les Urodèles et les Reptiles rampants, il y a cependant une perforation peu étendue de la paroi abdominale, siégeant juste au-devant de l'acétabulum, et qui donne passage à l'artère crurale. On observe donc pour la première fois chez les Oiseaux un anneau crural destiné au passage d'un tronc vasculaire et creusé dans la paroi abdominale entre celle-ci et le bassin, alors qu'il existait

seulement jusqu'à eux une arcade donnant passage à des muscles, mais à aucun vaisseau important. Toutefois, comme chez les Urodèles, les Sauriens et les Crocodiliens, la principale artère de la jambe des Oiseaux est encore située derrière le bassin, et gagne le membre par le trou sciatique ; c'est l'artère ischiatique, qui s'étend seule jusqu'à l'extrémité du membre, et les artères du membre postérieur présentent par là une disposition plus voisine de celle des Sauropsidés que de celle des Mammifères où le vaisseau principal est l'antérieur (artère fémorale).

En dehors de la région pelvienne qui vient d'être décrite les muscles abdominaux se comportent de la manière suivante : les obliques externes nés des côtes se portent d'une part à toute la surface externe du pubis, d'autre part sur l'aponévrose qui forme la large ligne blanche. Quelquefois (Canards), certains de leurs faisceaux les plus médiaux s'attachent aux bords latéro-caudaux du sternum et s'étendent de là presque en ligne droite vers le pubis, formant avec les muscles droits, qui en sont peu distincts, et l'aponévrose de la ligne blanche, une plaque quadrilatère tendue entre le bord caudal du sternum et l'arcade pubienne fibreuse. Le bord caudal de cette plaque est échancré sur son milieu dans l'étendue correspondant à la symphyse pubienne absente. Toutefois le bord de cette échancrure est renforcé par des faisceaux fibreux allant d'un pubis à l'autre et qui représentent comme une symphyse fibreuse. Les muscles droits que certains auteurs avaient mis en doute à cause de l'absence de cette symphyse sont représentés par les fibres les plus médianes de cette lame ; celles-ci sont recouvertes par l'aponévrose de l'oblique externe en dehors, et doublées en dedans par l'oblique interne et le transverse. L'oblique interne né du bord externe du pubis et du bord latéral de l'ilion, au-devant de l'acétabulum, se dirige d'une part au bord postérieur des dernières côtes vraies, d'autre part à la ligne blanche, ou mieux au bord latéral du droit interne.

II. — Ceinture pectorale

La ceinture thoracique des Oiseaux rentre tout à fait dans le type de celle des Reptiles, car elle complète comme celle-ci le thorax dans sa partie ventrale, les deux premières côtes n'atteignant pas le sternum. Mais elle présente des dispositions très spéciales, en relation avec le type avien, et qui méritent d'attirer l'attention.

Elle est formée des deux pièces de la ceinture, scapulum et coracoïde, auxquelles s'ajoute une clavicule. Mais les deux premières pièces, au lieu de se continuer l'une dans l'autre pour former une ceinture, se plient

l'une sur l'autre à angle vif, formant un V ouvert en arrière. Leur articulation au lieu d'être placée au voisinage de la face ventrale du tronc est au contraire reportée le plus haut possible du côté dorsal, pour que le point d'appui qu'elle fournit à l'aile soit au-dessus du centre de gravité, condition indispensable à la sécurité dans le vol.

Le scapulum est long et étroit, en forme de sabre ; il s'applique sur les côtes près de leur attache à la colonne vertébrale. Le coracoïde a la forme d'une colonne un peu aplatie d'avant en arrière, surtout à son extrémité ventrale. Ces deux os paraissent avoir subi tous les deux une rotation sur leur axe longitudinal, en suite de laquelle leur bord qui était dirigé cranialement chez les Reptiles, regarde maintenant en dedans. Il en résulte, pour le coracoïde notamment, que cet os, au lieu de former comme chez les Sauriens une partie de la paroi latéro-ventrale du tronc, semble plutôt en former la paroi antérieure.

Cette torsion du coracoïde sur son axe longitudinal entraîne l'atrophie de la partie craniale de la plaque coracoïdienne, dans laquelle on a souvent cherché à distinguer le prétendu procoracoïde, et qui est forcément très restreinte sinon totalement absente chez les Oiseaux, car si elle était développée elle devrait combler, plus ou moins complètement, l'orifice antérieur du thorax. Aussi la partie procoracoïdienne n'est représentée, en dehors de quelques ossifications, irrégulièrement répandues dans les divers groupes, et situées à ses extrémités dorsale et ventrale, que par une toile fibreuse assez forte, la *membrane procoracoïdienne*, tendue entre le bord médial du coracoïde et ses extrémités dorsale et ventrale, d'une part, et le bord d'une autre membrane qui s'attache à la clavicule et au sternum (*membrane clavi-sternale*) d'autre part. Ces deux membranes se continuent l'une dans l'autre en formant un angle dièdre à sinus externe dans lequel se loge une grande partie de la masse du muscle grand pectoral. L'arête de l'angle dièdre qui répond au bord médial de la membrane procoracoïdienne, forme la limite du tronc et du cou ; c'est elle qui borne, sur les côtés et ventralement, l'orifice antérieur du thorax. Contrairement à ce qui se passe chez les Sauriens la clavicule ne prend pas part à la formation de cet orifice.

Arrivée au voisinage de l'articulation scapulo-coracoïdienne la membrane procoracoïdienne se termine par un bord échancré dont l'extrémité dorsale s'attache à l'articulation acromio-claviculaire ou à l'acromion seul, et l'extrémité ventrale à l'apophyse claviculaire du coracoïde. Elle limite ainsi avec les os sus-jacents un trou par lequel passent le muscle moyen pectoral et son tendon avant de s'engager dans le trou ménagé entre les extrémités proximales des trois os (trou coraco-scapulo-

claviculaire, ou triosseux) pour arriver sur la face dorsale de l'épaule.

La toile fibreuse (membrane clavi-sternale) tendue entre la membrane précoracoïdienne et la clavicule n'a rien à faire avec l'orifice antérieur du thorax. Par sa face externe ou latérale elle donne insertion à des

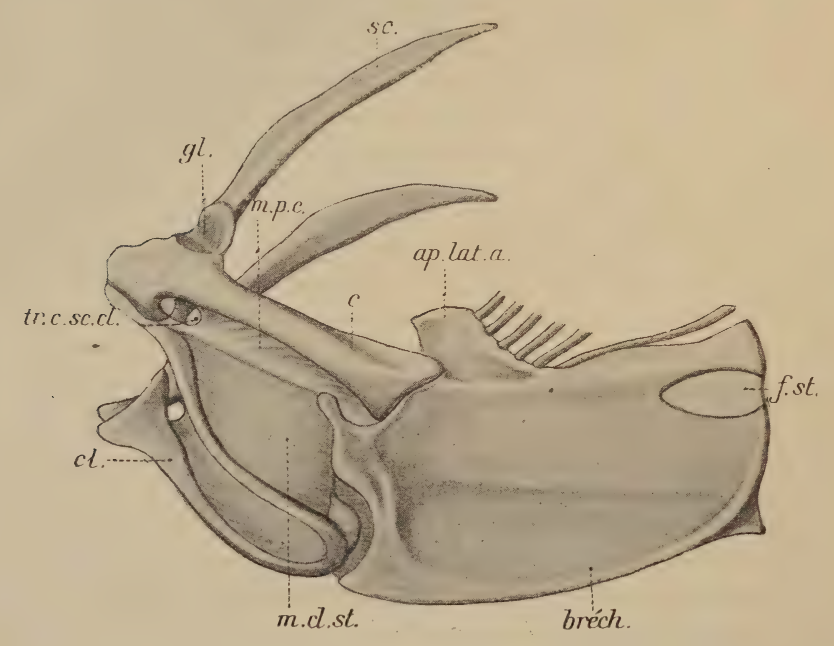


Fig. 77. — *Ceinture pectorale et sternum de* Corvus corone *vus de trois-quarts, d'en avant et du côté gauche.*

ap. lat. a., apophyse latérale antérieure ; — *bréch.*, bréchet ; — *c.*, coracoïde ; — *cl.*, clavicule ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *m. p. c.*, membrane procoracoïdienne ; — *f. st.*, fenêtre sternale ; — *m. cl. st.*, membrane clavi-sternale ; — *sc.*, scapulum ; — *tr. c. sc. cl.*, trou coraco-scapulo-claviculaire.

fibres du grand pectoral, par sa face médiale, elle limite un espace inter-claviculaire, situé au-devant de l'orifice thoracique, et dans lequel se loge en partie le jabot.

La cavité glénoïde est formée à peu près également par le scapulum et par le coracoïde. Contrairement à celle des Reptiles qui est placée sur le bord caudal de la ceinture, elle est située sur la face latérale de celle-ci, et sa structure diffère aussi beaucoup de la selle glénoïdale de ces animaux en raison de la fonction nouvelle qui lui incombe. En effet, tandis que la cavité glénoïde des Reptiles agit surtout en poussant en avant le thorax et qu'elle n'a qu'un faible pouvoir portant, celle des Oiseaux devient exclusivement portante, mais tout l'effort qui s'exerce sur elle s'applique de haut en bas, dorso-ventralement, car c'est celui de l'aile pressant de haut en bas sur cette cavité dans les battements

du vol. Aussi la cavité glénoïde a-t-elle la forme d'un triangle sphérique à base dorsale et à pointe ventrale, que l'on voit très bien sur l'animal frais où les cartilages sont bien conservés, qui est moins net sur le squelette sec, mais très reconnaissable cependant lorsque l'attention a été appelée sur cette forme spéciale. Le condyle de la tête de l'humérus s'appuie fortement sur cette cavité en pressant vers le bas, et chez beaucoup d'Oiseaux il est rétréci dans sa partie ventrale, pour s'adapter à la forme en coin de l'articulation scapulaire.

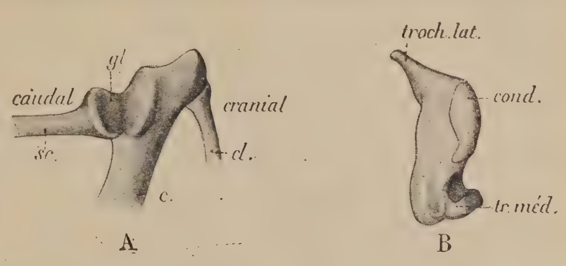


Fig. 78. — *Parties de l'épaule du Pigeon.*

A. articulation scapulaire face latérale droite.
B. proximum huméral, vu par son sommet.

c., coracoïde ; — *cl.*, clavicule ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *sc.*, scapulum ; — *cond.*, condyle ; — *troch. lat.*, trochanter latéral ; — *tr. méd.*, trochanter médial.

La clavicule ou furcula se place entre les deux articulations scapulaires, son bord dorsal venant s'appuyer en dehors sur le coracoïde qu'il rencontre tout d'abord, tandis qu'il ne s'unit que plus loin, secondairement et souvent même indirectement, c'est-à-dire par l'intermédiaire de ligaments disparaissant sur le squelette sec, avec l'apophyse acromiale du scapulum (fig. 99). Cette relation nouvelle de la clavicule avec le coracoïde s'explique aisément par la rotation de cet os, que nous avons admise plus haut, et qui a porté son bord cranial en dedans, le faisant saillir au-devant de celui du scapulum qui sert d'habitude d'attache à la clavicule.

Le reste de la clavicule s'est beaucoup écarté de l'orifice antérieur du thorax corrélativement à l'accroissement des insertions du muscle grand pectoral, et il forme la partie antérieure du cadre de ce muscle (fig. 77). Les deux clavicules se réunissent entre elles sur la ligne médiane ventrale au-devant du bréchet, formant la fourche bien connue qui a valu son nom à l'os claviculaire. Le sommet de la fourche, souvent muni d'une lame osseuse verticale, se place au-devant du bréchet où il entre en relation avec des prolongements osseux de ce dernier, très inégalement développés suivant les groupes. Ces prolongements servent à l'attache de la membrane fibreuse coraco-clavi-sternale dont nous avons parlé ; ils ont été regardés comme représentant de l'épisternum. Cette comparaison a été repoussée parce que ces apophyses ne sont point d'origine membraneuse ou dermique, comme l'épisternum des Reptiles, mais se montrent d'abord comme des prolongements cartilagineux du sternum. Leur disposition est surtout en rapport avec celle des mem-

branes procoracoïdienne et sternale, elle-même conditionnée par la forme de l'orifice thoracique antérieur et du cadre pectoral.

Le thorax des Oiseaux, qui forme avec leur ceinture une cage zono-thoracique, a de grandes dimensions relatives et, malgré le nombre assez restreint des côtes, il offre toujours une capacité considérable grâce en particulier à l'étendue du sternum. Cet os présente un développement assez compliqué. D'après miss LINDSAY, il y a en général chez l'embryon dix côtes qui s'unissent par leur bord libre et forment, de chaque côté, une bande sternale, qui se fusionne ensuite avec celle du côté opposé en commençant par son extrémité craniale et donne ainsi naissance à une large *plaque sternale* aplatie. La partie ventrale des deux ou trois premières côtes disparaît de bonne heure, leur partie dorsale persiste comme côte libre, formant les prétendues côtes cervicales. Cependant la première côte disparaît à peu près totalement. La partie de la plaque sternale correspondant à ces premières côtes se conserve et se développe plus ou moins chez l'adulte suivant les cas, formant les apophyses latérales antérieures du sternum.

En arrière les deux ou trois dernières côtes de l'embryon perdent leur attache au sternum, mais leur partie ventrale ne disparaît pas tout entière, et elle vient s'appliquer contre celle de la côte précédente. Il peut même arriver que la partie vertébrale disparaisse également et la dernière côte, réduite à sa portion moyenne comprenant une partie dorsale (vertébrale) et une partie ventrale ou sternale, s'applique contre le bord postérieur de la côte qui la précède, auquel elle s'attache par du tissu fibreux, ayant perdu elle-même toute relation directe avec le reste du squelette. La portion postérieure du sternum, rendue libre par la disparition de l'attache sternale des dernières côtes, non seulement ne disparaît pas, mais elle se développe au contraire d'une manière exubérante fournissant toute la partie de cet os située en arrière de la dernière côte et qui s'étend parfois très loin en arrière. On donne à cette partie post-costale, le nom de *métasternum*. Chez les Carinatés une crête plus ou moins forte, le *bréchet*, s'élève sur la ligne médiane du sternum et se prolonge, en diminuant peu à peu de hauteur, jusque vers son bord caudal.

Le sternum forme donc en définitive un plastron assez large et encore plus allongé, concave du côté viscéral, convexe en dehors. Il présente sur son bord antérieur deux rainures pour recevoir les coracoïdes, et entre ces rainures, sur la ligne médiane, une ou deux apophyses superposées, l'une ventrale l'autre dorsale (née sur la face concave du sternum), considérées à tort comme un épisternum. Sur ses bords le plastron sternal présente en avant une saillie, l'*apophyse latérale*

antérieure, suivie de la surface destinée à l'attache des côtes, surface peu étendue à cause du petit nombre de côtes arrivant jusqu'à elle (5-7), et en tout cas toujours courte relativement à la longueur totale de l'os. En arrière de cette surface le métasternum est généralement subdivisé par des échancrures plus ou moins profondes, en une partie moyenne portant la terminaison du bréchet et une ou deux apophyses latérales de chaque côté. L'une de ces apophyses, la plus médiane, (*apophyse latérale postérieure*) continue à peu près la direction de la facette costale du sternum, mais souvent, faute d'une échancrure les séparant, elle se confond avec la plaque médiane (*Corvus corone*); chez le Pigeon elle est séparée de la plaque médiane par une fenêtre ovalaire qui isole de cette dernière son extrémité caudale seulement, tandis que le reste de son étendue est confondu avec elle ; chez le Poulet la fenêtre en question est remplacée par une échancrure très profonde qui s'étend jusqu'au niveau même de la portion costale du sternum, et l'apophyse latérale postérieure présente une grande longueur. L'autre apophyse sternale, moins constante que la précédente, naît sur le bord externe et dorsal de cette dernière, auprès de son attache à la plaque sternale, puis elle se dirige en arrière et un peu en haut. C'est l'*apophyse latérale externe* ou *oblique*, qui, lorsqu'elle existe, vient se placer en dehors de la partie sternale des dernières côtes à qui elle donne protection. Toutes les parties postérieures du sternum naissent dans une même lame précartilagineuse continue, dont certaines parties seulement deviennent cartilagineuses puis osseuses. Les fenêtres qui persistent entre ces parties sont les points où le cartilage puis l'os ne sont pas produits, mais cette forma-

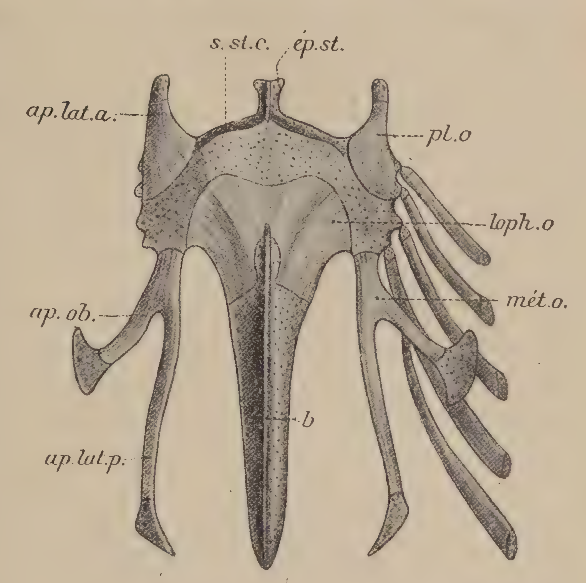


Fig. 79. — *Le sternum du Poulet et ses points d'ossification*, d'après Parker.

ap. lat. a., apophyse latérale antérieure ; — *ap. lat. p.*, apophyse latérale postérieure ; — *ap. ob.*, apophyse oblique ; — *b.*, bréchet ; — *ép. st.*, épine sternale ; — *loph. o.*, lophostéon ; *mét. o.*, métostéon ; — *pl. o.*, pleurostéon ; — *s. st. c.*, sillon sterno-coracoïdien.

tion peut s'effectuer au cours de l'âge, et certaines échancrures du bord postérieur du sternum des jeunes sont converties en trous chez les sujets âgés, par ossification de leur bord caudal.

Le sternum des Oiseaux est donc caractérisé par sa largeur et par son développement en arrière des côtes. Ce développement est évidemment en rapport avec le prolongement en arrière du bréchet et par conséquent avec le développement des muscles de l'aile. Mais ce fait n'est pas la seule raison du grand développement du sternum qui est aussi en rapport avec la nécessité de donner à la cavité viscérale des parois aussi indéformables que possible, à cause du rôle des sacs aériens. Ceux-ci doivent être considérés comme de véritables soufflets destinés à faire circuler l'air dans le poumon. Les plus volumineux d'entre eux sont placés dans le toit de la cavité viscérale en arrière des côtes ; il était bon que le plancher de cette cavité formé par la partie postérieure du sternum fut rigide pour ne pas être déprimé par des causes extérieures et pour pouvoir agrandir les dimensions de la cavité viscérale lorsque, dans les mouvements d'inspiration, le bord caudal du sternum est abaissé. Grâce à l'étendue du sternum — dans lequel il ne faut pas oublier les membranes fibreuses qui comblent ses trous ou ses échancrures — grâce à la faible étendue de la partie molle de la paroi abdominale qui est réduite en fait à très peu de choses, le vide se fait aisément dans la cavité abdominale par les mouvements d'inspiration, dilate les grands sacs abdominaux et détermine un énergique appel d'air. Les conditions multiples auxquelles répond le sternum expliquent les contradictions des auteurs qui ont voulu l'envisager à un point de vue unique, comme lieu d'insertions musculaires pour le vol, par exemple, et qui ont été surpris de le rencontrer bien développé chez des Oiseaux mauvais voiliers.

L'ossification du sternum est assez compliquée. Et. Geoffroy Saint-Hilaire avait décrit cinq centres : un impair pour le bréchet, et deux pairs, l'un antérieur pour la région costale, l'autre postérieur pour les apophyses postérieure et oblique. Un élève de de Blainville, Lherminier, en a trouvé neuf, disposés sur trois rangées longitudinales et trois transversales, mais qui, il est vrai, ne se rencontraient jamais tous à la fois chez un animal donné. W. K. Parker en distingue cinq, disposés par paires ce sont (fig. 79) : le *proostéon* dans les apophyses latérales antérieures, le *pleurostéon* au centre de chaque bande sternale dans la région costale, le *métostéon* centre commun pour les apophyses latérale, postérieure et oblique, le *coracostéon* au voisinage de l'articulation coraco-scapulaire et enfin le *lophostéon* pour le bréchet. Ce dernier est impair lorsqu'il apparaît à quelque distance de la plaque sternale dans

le bréchet, ou pair lorsqu'il naît à la base de ce dernier, et la présence de ces deux centres parle en faveur de la dualité originelle du bréchet que confirment des faits tératologiques et la pénétration d'une anse trachéale dans son épaisseur chez certains Oiseaux (Cygne).

La multiplicité de ces centres d'ossification, leurs groupements différents rendent très difficile la comparaison des résultats obtenus par les auteurs, et même après le beau travail de PARKER la question ne peut être considérée comme entièrement résolue. On peut donc aujourd'hui encore, comme le faisait CUVIER après le travail de LHERMINIER, conclure que des recherches comparatives étendues sont loin de confirmer la belle simplicité qu'imaginait ET. GEOFFROY SAINT-HILAIRE dans sa théorie de l'unité de composition. En même temps on voit que la sériation des faits de développement, si souvent invoquée dans la loi biogénétique, ne se retrouve pas dans l'ossification du sternum de la grande série des Oiseaux. Enfin, il faut remarquer aussi que, contrairement à ce que l'on observe chez les Mammifères où les points d'ossification sont toujours nombreux à la périphérie des os, d'où ils

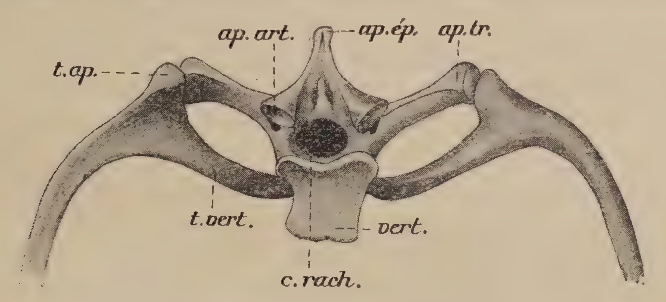


FIG. 80. — *Vertèbre dorsale et côte de jeune Poulet, face caudale.*

ap. art., apophyse articulaire ; — *ap. ép.*, apophyse épineuse ; — *ap. tr.*, apophyse transverse ; — *c. rach.*, canal rachidien ; — *t. ap.*, tête apophysaire ; — *t. vert.*, tête vertébrale ; — *vert.*, corps vertébral (son asymétrie était aussi marquée que sur la figure).

s'avancent vers le point central qui marche aussi à leur rencontre, les ossifications sternales des Oiseaux se font du centre à la périphérie, et que celle-ci, restant longtemps cartilagineuse, ne présente jamais de points d'ossification complémentaires sur ses bords.

Les côtes vraies sont en petit nombre, de cinq à sept environ, elles sont formées de deux parties ; une partie dorsale ou vertébrale, et une partie sternale. La première est articulée avec la colonne par deux têtes, l'une pour le corps vertébral, l'autre pour l'apophyse transverse ; elle est peu mobile, souvent même absolument immobile par soudure osseuse avec les parties voisines. La partie sternale est toujours osseuse et jamais cartilagineuse comme chez les Mammifères, ni simplement calcifiée

comme chez les Sauriens. Elle s'unit avec la partie dorsale par une facette articulaire concave qui lui permet de jouer sur elle et d'ouvrir ou de fermer l'angle qu'elle forme avec elle. En bas les côtes sternales présentent au bord du sternum une facette convexe qui tourne aisément sur la concavité destinée à la recevoir. Ces deux articulations en sens inverse permettent une mobilité assez grande à la partie sternale de la côte qui est d'ailleurs seule mobile.

Muscles de la ceinture pectorale. — Ces muscles se ressentent naturellement de la disposition particulière de la ceinture dont la cavité articulaire est située en haut, contrairement à ce qui existe chez les Sauriens, de la constitution du sternum, et aussi de l'allongement du cou, propre à tous les Oiseaux.

Les muscles hypobranchiaux sont très réduits comme volume, mais multipliés en tant que faisceaux indépendants à cause du développement spécial de l'appareil respiratoire, c'est-à-dire de la formation d'une longue trachée et de deux larynx comportant des muscles spéciaux. En effet le muscle sterno-hyoïdien des Reptiles, qui représente la masse principale des hypobranchiaux, n'est plus chez les Oiseaux un muscle unique. Déjà chez *Apteryx* ce muscle, étendu du bord latéral du sternum au larynx supérieur et à la corne hyoïdienne, donne un faisceau profond qui, né du coracoïde près de l'articulation coraco-sternale, s'applique étroitement à la trachée à partir de sa bifurcation, pour remonter le long du conduit aérien, puis finit par s'insérer au cartilage thyroïde. Ce faisceau musculaire (*m. coraco-thyroïdeus*) est le premier exemple d'un muscle hypobranchial s'unissant à la trachée. Mais cette insertion des muscles sur la trachée se montre ensuite en divers points et sous diverses formes. Ainsi le muscle sterno-hyoïdien et le m. coraco-thyroïdien s'atrophiant dans leur partie moyenne se divisent en deux : un supérieur allant de la trachée à l'hyoïde et au larynx supérieur (*m. tracheo-hyoïdeus* et *tracheo-laryngeus superior*), un inférieur qui va du sternum, du coracoïde ou de la clavicule à la trachée et au larynx supérieur (*m. sterno-trachealis* et *trachco-laryngeus inferior*). Enfin les muscles du larynx inférieur se rattachent aussi au groupe du sterno-hyoïdien.

Les muscles fixateurs de la ceinture sont peu développés et forment d'habitude des lames minces. Il y a d'abord deux rhomboïdes, un *m. rhomboïdeus superficialis* qui va des apophyses épineuses des dernières cervicales et des quatre premières dorsales au quart antérieur du bord médial du scapulum, et qui a été pris par certains auteurs pour une portion du trapèze, puis un *m. rhomboïdeus profondus* qui va des der-

nières vertèbres dorsales aux trois quarts postérieurs du même bord. Le trapèze n'est représenté chez les Oiseaux (GADOW) que par sa partie cervicale et par un faisceau pour le propatagium ; toute la portion dorsale qu'il possède chez les Mammifères disparaît et ce muscle n'a plus de rapports avec le scapulum. Sa portion cervicale forme les peauciers superficiel et profond du cou, qui, nés de la ligne médiane dorsale sur toute la longueur de ce dernier, l'entourent étroitement et se prolongent un peu en arrière sur la poitrine. Avec ce muscle est plus ou moins confondu, pour GADOW, le *sterno-cleido-mastoïdeus*, qui ne forme jamais une bande étendue de l'orifice thoracique à la tête, mais est représenté par des fibres longitudinales ventrales du peaucier profond. Les dentelés sont représentés par un dentelé superficiel et un dentelé profond. Le premier (*m. serratus superficialis*) né du bord antérieur et de la face externe des côtes se porte au bord latéral ou axillaire du scapulum auquel il se fixe comme le fait le dentelé des Chiroptères, mais contrairement à ce que l'on voit chez les autres Mammifères où ce muscle passe en dessous de l'omoplate pour aller se fixer au bord spinal de cet os. Le dentelé profond (*m. serratus profondus*) naît des apophyses transverses des deux ou trois dernières vertèbres cervicales et des côtes thoraciques moyennes, puis va s'attacher au tiers moyen du bord spinal de l'omoplate. On l'a comparé quelquefois au *m. levator scapulae* ou angulaire de l'omoplate.

Les derniers muscles fixateurs de la ceinture sont représentés par les sterno-coracoïdiens. comprenant deux muscles distincts qui unissent tous deux au coracoïde les premières côtes sternales et le sternum. L'un est placé sur la face externe (*m. costo-coracoïdeus*), l'autre est interne (*m. sterno-coracoideus*). Ces muscles correspondent à ceux qui ont été décrits chez les Sauriens.

Les muscles de la racine du membre se laissent assez aisément rapprocher de ceux des Sauriens, mais leur groupement subit un changement correspondant au transfert de la cavité glénoïde du côté dorsal. Chez les Reptiles, où cette cavité est placée très bas, les muscles de la plaque ventrale de la ceinture qui agissent tous pour porter l'humérus en avant ou en arrière, mais en le maintenant toujours dans le plan horizontal, sont eux-mêmes principalement horizontaux. Seuls les muscles dorsaux, le dorsalis scapulæ et le grand dorsal qui, le premier surtout, relèvent l'humérus, sont plus ou moins verticaux. Chez les Oiseaux c'est l'inverse ; les muscles de la plaque ventrale de la ceinture sont à peu près verticaux ou obliques, et les muscles dorsaux sont dans un plan horizontal. Ils se sont en même temps différenciés assez fortement pour créer de nombreuses difficultés aux anatomistes qui ont voulu

identifier les faisceaux ainsi formés, soit à ceux des Mammifères, soit à ceux des Reptiles.

Parmi les muscles de la plaque ventrale, nous citerons d'abord le grand pectoral (*m. pectoralis major*), bien que ce soit un muscle extrinsèque à la ceinture, mais son importance est devenue telle, il s'est si bien substitué comme moteur principal aux muscles appartenant exclusivement à la ceinture que ce serait faire fausse route de l'en séparer. Le grand pectoral est un muscle énorme, pesant à lui seul plus que tous les autres muscles du corps, et qui s'insère à toute la moitié inférieure du thorax, augmentée de la surface du bréchet et de celle de la clavicule avec la membrane cleïdo-sterno-coracoïdienne. Il s'attache d'autre part à la crête dorsale de l'humérus, située immédiatement en arrière du trochanter latéral, qu'elle continue. C'est un abaisseur énergique de l'aile, qu'il écarte en même temps du corps. Au-dessous du grand pectoral est situé un muscle qui s'insère comme lui à une partie du sternum et du bréchet, et qui a reçu de Vicq d'Azyr le nom de moyen pectoral. Ce muscle se dirige en haut et en dedans, contourne un peu le coracoïde à sa partie supérieure en passant au devant de lui, engage son tendon dans le trou triosseux circonscrit par la clavicule, l'acromion et le coracoïde et, s'étant réfléchi sur le bord coracoïdien de ce trou, vient finalement s'insérer à la face interne du trochanter latéral, près de son bord dorsal. C'est le principal muscle releveur de l'aile. On le considère maintenant comme représentant le *m. supracoracoïdeus*, mais ses homologies ont été très discutées ; Alix le regardait comme un sus-épineux dont les insertions fixes auraient été déplacées du côté ventral, et qui, par conséquent, n'appartiendrait pas initialement à la plaque ventrale de la ceinture, contrairement à ce que l'on pourrait supposer. Très combattue par A. Sabatier, l'opinion d'Alix n'a pas prévalu, bien que Fürbringer, tout en considérant le supracoracoïdeus des Oiseaux comme un muscle sans homologue chez l'Homme, pense cependant qu'il se rapproche du groupe des sus et sous-épineux de ce dernier. Enfin le dernier muscle appartenant à la plaque ventrale, chez les Oiseaux est le *m. coraco-brachialis posterior*, ou petit pectoral de Vicq d'Azyr. C'est un muscle né du bord externe et de la face inférieure du coracoïde et qui va s'insérer en haut, à la face interne de la tête humérale, au trochanter inférieur ou médial. C'est un abaisseur du bras, légèrement rotateur d'arrière en avant, il appuie par conséquent en bas l'extrémité distale des rémiges dans le vol.

Avant d'arriver aux muscles dorsaux, nous dirons quelques mots de muscles peu importants et qui n'ont pas tous été représentés dans la figure 81. Ce sont d'abord les muscles qui doublent la face viscérale de

la ceinture, et qui répondent à l'obturateur interne du pelvis. Ils forment chez les Oiseaux divers faisceaux dont deux s'attachent à l'omoplate formant les *m. subscapularis internus* et *subscapularis externus*, qui vont de la face interne du scapulum (m. sub. internus), ou de son bord externe (m. s. externus) au trochanter médial à la face interne

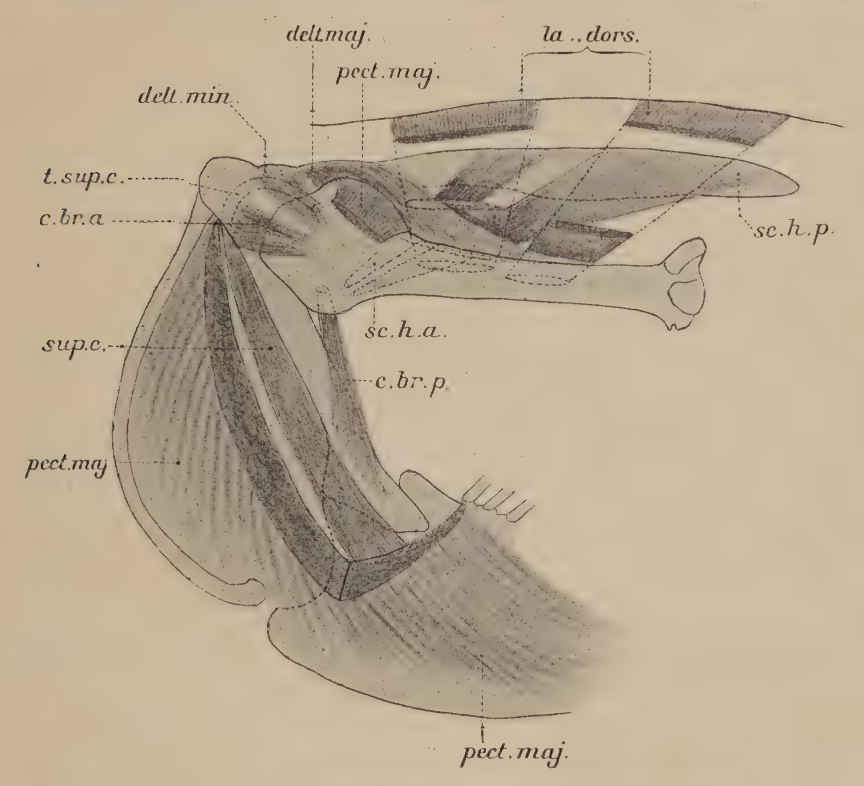


Fig. 81. — *Principaux muscles de l'épaule des Oiseaux* (Schéma).

c. br. a., coraco-brachialis anterior ; — *c. br. p.*, coraco-brachialis posterior; — *delt. maj.*, deltoïdeus major ; — *delt. min.*, deltoïdeus minor ; — *la. dors.*, latissimus dorsi ; — *pect. maj.*, pectoralis major ; — *sc. h. a.*, scapulo-humeralis anterior; — *sc. h. p.*, scapulo-humeralis posterior ; — *t. sup. c.*, tendon supra-coracoïde. — *sup. c.*, supra-coracoïdeus.

de qui ils s'insèrent, près du coraco-brachialis posterior, tandis que le troisième faisceau, né de la face viscérale du coracoïde (*m. sub-coracoïdeus*), va se fixer au même point. Ces muscles ramènent en dedans le bras écarté du corps. Vient ensuite un muscle qui appartient aussi en partie à la plaque ventrale de la ceinture, le m. *coraco-brachialis anterior* qui se porte de l'extrémité supérieure du coracoïde à la face externe de la tête humérale à laquelle il s'attache en dessous de la crête pectorale. Ce muscle écarte le bras du corps en le relevant un peu et à cause de

cela on l'a désigné parfois sous le nom de deltoïde antérieur, mais Alix, envisageant son insertion au coracoïde, proteste contre cette dénomination et le désigne comme l'*accessoire coracoïdien du releveur de l'aile*, c'est-à-dire de son sus-épineux, (moyen pectoral ou m. supracoracoïdeus). Tous les muscles qui restent à signaler maintenant appartiennent à la partie dorsale de la ceinture et se rapportent au *dorsalis scapulæ* et au *latissimus dorsi* que, bien que muscle extrinsèque, nous rapprocherons du premier, pour les mêmes raisons que nous avons indiquées à propos du grand pectoral.

Le dorsalis scapulæ paraît donner les muscles deltoïdes vrais, comprenant : 1° le deltoïdeus major (*deltoïde postérieur* Alix), inséré à la fois sur tous les os qui convergent pour former la saillie angulaire de l'épaule c'est-à-dire la clavicule, le coracoïde, le scapulum (et accessoirement aussi au sésamoïde scapulo-huméral lorsqu'il existe) et qui s'attache d'autre part à la face interne de la tête humérale, le long de la crête deltoïdienne et en arrière de celle-ci sur le corps même de l'humérus, s'étendant parfois jusqu'à l'ectépicondyle ; 2° le *m. deltoïdeus minor* petit muscle placé en avant du précédent et s'insérant sur le scapulum plus près de la cavité glénoïde. Ces muscles sont des releveurs du bras abaissé et surtout des rétracteurs de l'humérus, car, dans la position de repos du bras, le bord supérieur de ce dernier est aussi élevé, sinon plus, que leur attache au scapulum, contrairement à ce qui a été représenté par le schéma où il était nécessaire d'abaisser un peu le bras pour laisser voir ces muscles. Ils n'occupent qu'une faible étendue sur la face externe du scapulum et par là contrastent avec le muscle sous-épineux des Mammifères qui tapisse la surface correspondante de l'omoplate dans toute son étendue. Le sous-épineux est pour Alix en partie confondu avec son deltoïde postérieur (*delt. major* de notre description). Il vaut mieux laisser de côté pour les Oiseaux les appellations de sous et sus-épineux, d'autant qu'il n'y a jamais chez eux d'épine de l'omoplate déterminant la présence des fosses sus et sous-épineuses, et adopter la nomenclature de Gadow-Fürbringer suivie ici. Cela est d'autant plus justifié qu'Alix lui-même a montré que la plus grande partie du scapulum était recouverte chez les Oiseaux par un muscle qui n'y prend qu'une faible insertion chez l'Homme, le grand rond, si bien que l'on peut considérer cette portion du scapulum avien, comme l'angle postérieur du scapulum des Mammifères considérablement agrandi.

Les muscles ronds de l'épaule chez les Oiseaux ou *m. scapulo-humerales* (Gadow) sont représentés par deux muscles allant de la face externe du scapulum à la face interne du trochanter médial à laquelle ils s'insèrent l'un près de l'autre. Le plus puissant, *m. scapulo-humeralis*

posterior ou *grand rond* s'étend sur toute la moitié postérieure de la face externe de l'omoplate ; l'autre, plus faible, *m. scapulo-humeralis anterior* (*petit rond*), s'attache seulement à la partie antérieure de cette face. Ces deux muscles sont releveurs du bras qu'ils rapprochent en même temps du corps et à qui ils impriment une légère rotation inverse de celle qui est produite par le *m. coraco-brachialis posterior*. Le *m. latissimus dorsi* est formé de deux faisceaux, un antérieur né des apophyses épineuses des premières vertèbres dorsales, un postérieur né des dernières vertèbres dorsales et de la crête de l'ilion. Ces deux faisceaux se réunissent dans le voisinage de l'humérus en une lame musculaire qui se tord sur elle-même, de manière que les fibres du faisceau postérieur s'insèrent plus en avant, celle de l'antérieur plus en arrière à la face interne de l'humérus, jusque vers son extrémité distale, disposition qui n'a pu être représentée dans la figure 81. Ce muscle relève l'extrémité distale de l'humérus, et rapproche ce dernier du corps en même temps qu'il le fait tourner en dehors. C'est lui qui, lorsque le bras est relevé, porte une partie du poids du tronc, suspendu par lui à l'aile ; il a donc un rôle très important. Comme on le voit la musculature de l'épaule des Reptiles, dont l'action s'exerçait principalement dans le sens horizontal ou pour abaisser le bras, s'est ici dédoublée fonctionnellement en deux groupes bien différenciés, si l'un d'eux l'emporte encore cependant beaucoup en puissance sur l'autre. Ce sont : 1° le groupe des muscles agissant sur l'aile pour la mouvoir de haut en bas, dans un plan transversal par rapport au corps (*m. pectoralis major*, et *coraco-brachialis posterior*) puis, 2° celui des muscles qui agissent surtout dans un plan horizontal, placé ici très près du bord dorsal de l'animal, contrairement aux Reptiles, pour mouvoir l'aile d'avant en arrière en rapprochant l'humérus du corps et en produisant les mouvements de rame, du reste moins importants dans le vol qu'on ne l'imagine communément. Ces muscles relèvent aussi l'aile, mais le relèvement actif le plus marqué est produit par le moyen pectoral (*m. supracoracoïdeus*) qui, placé à la face ventrale du tronc et par là ne compromettant pas l'équilibre comme il l'aurait fait si son poids s'était trouvé reporté du côté dorsal (Cuvier), effectue cependant ce relèvement grâce à la réflexion de son tendon dans le trou triosseux.

Il existe en outre dans l'aile des muscles chargés de tendre les replis de peau qui la relient au tronc et qui se rattachent au patagium. De ces replis l'un antérieur (*propatagium*) s'étend du sommet de l'épaule jusqu'au bord radial de métacarpe, remplissant l'angle stylo-zeugopodique. Il est tendu par un muscle (*m. propatagialis*), venu du voisinage de l'angle de l'épaule et qui peut être fourni par les différents muscles

qui s'y rencontrent, trapèze, grand pectoral, deltoïde et même par le biceps. L'autre (*metapatagium*) tendu entre le tronc et le coude où il se confond avec le grand ligament commun des pennes cubitales, remplit l'angle axillaire ; son muscle tenseur est fourni par le grand dorsal et par le grand dentelé.

Sacs aériens, cœlome et ceintures. — Nous réunirons en un seul paragraphe tout ce qui a trait aux rapports du cœlome avec les deux ceintures parce que la formation des sacs aériens apporte à la constitution de la cavité viscérale des modifications qui se font sentir aussi bien dans la région pelvienne que dans la région pectorale.

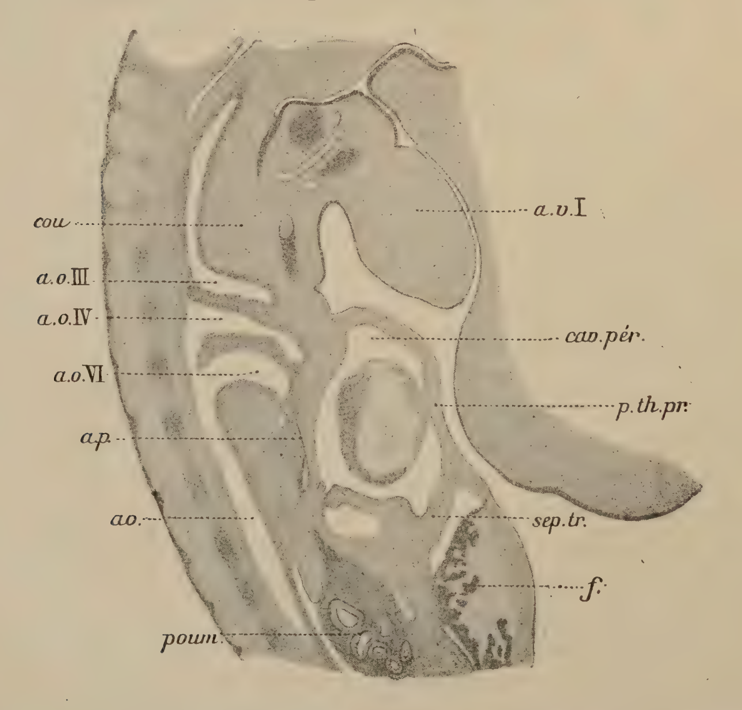


FIG. 82. — *Cou et thorax d'un embryon de Poulet du 7e jour, coupe parasagittale.*
a. v. I, premier arc viscéral ; — *a. o.* III...., *a. o.* VI, sixième arc aortique ; — *ao.*, aorte ; — *a. p.*, artère pulmonaire ; — *cav. pér.*, cavité péricardique ; — *cou*, cou ; — *f.*, foie ; — *poum.*, poumon ; — *p. th. pr.*, paroi thoracique primitive ; — *sept. tr.*, septum transversum.

Dès le début de la formation du cou, c'est-à-dire après la disparition des arcs branchiaux, le cœlome occupe chez les Oiseaux la même étendue que chez les autres Amniotes et va de la base du cou jusqu'autour du cloaque. La cavité péricardique, qui constitue sa partie la plus craniale, est placée immédiatement en arrière de la base du cou, marquée par le groupe des derniers arcs-aortiques (III à VI) en avant duquel cesse

toute cavité cœlomique, et par la différence de diamètre des deux régions cervicale et thoracique. Le péricarde est séparé de la portion abdominale du cœlome par le septum transverse et par les membranes pleuro-péricardiques ; les poumons se sont déjà développés et chacun d'eux, bourgeonnant surtout du côté dorsal du méso latéral qui le renferme, présente une surface dorsale convexe et une surface plane tournée du côté ventral. Cette dernière est occupée par une épaisse

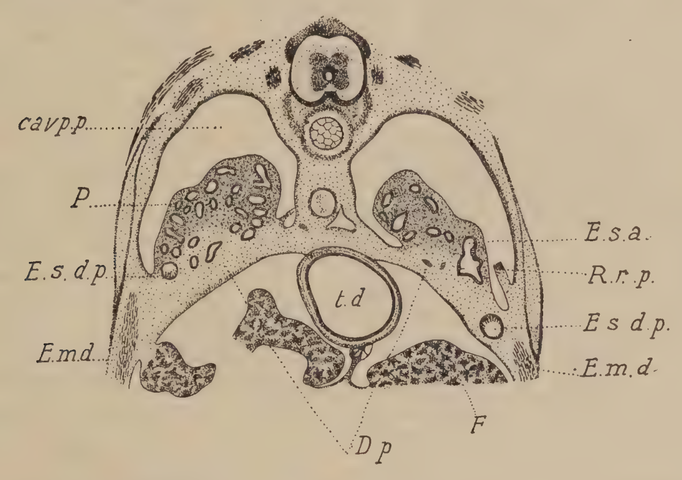


Fig. 83. — *Coupe transversale d'un embryon de Poulet de 10 jours*, d'après Bertelli.
cav. p. p., cavité pleurale primitive ; — *D. p.*, diaphragme primaire ; — *E. m. d.*, ébauche des muscles du diaphragme ; — *E. s. a.*, ébauche du sac aérien abdominal ; — *E. s. d. p.*, ébauche du sac diaphragmatique postérieur ; — *F.*, foie ; — *P.*, poumon ; — *R. r. p.*, repli des reins primitifs ; — *t. d.*, tube digestif.

lame mésodermique dérivée du méso latéral et qui vient se souder aux parois latérales du corps, soit directement, soit par l'intermédiaire des plis des reins primitifs ou du septum transverse, suivant les points. Cette lame a reçu de Bertelli le nom de *diaphragme primaire* (fig. 83).

Bientôt la disposition des parties change profondément par le développement des sacs aériens. Ceux-ci — qui sont de véritables bronches et se comportent comme ces dernières en formant des circuits complets, — prennent bien vite, contrairement aux bronches ordinaires le caractère de diverticules sacculaires plus ou moins développés qui ne forment jamais d'alvéoles respiratoires sur leurs parois, mais s'étendent largement en dehors du poumon pour se réunir de nouveau avec lui par des bourgeons creux, récurrents, qui pénètrent dans l'ébauche pulmonaire, où ils forment des conduits nouveaux, les bronches récurrentes, qui s'anastomosent avec les autres bronches et ferment ainsi les circuits bronchiques constitués par les sacs.

La formation des circuits bronchiques est propre au poumon des

Oiseaux. Elle est si étroitement liée à la physiologie de leur appareil respiratoire et aux dispositions anatomiques du squelette corrélatives à celle-ci, qu'il est indispensable d'y insister un peu, d'autant plus que les classiques n'en parlent guère. Ce qui suit est le résumé des recherches de A. Juillet sur le développement et sur la structure du poumon des Oiseaux, recherches faites dans mon laboratoire.

L'ébauche pulmonaire est primitivement semblable chez tous les Amniotes, et celle des Oiseaux ne se distingue point de celle des Reptiles et des Mammifères dans les six premiers jours du développement. C'est un arbre entodermique creux, comprenant une bronche souche et des bronches latérales, entourées d'une masse de mésenchyme. Déjà cependant à la fin du sixième jour un trait particulier se manifeste, c'est la tendance des bronches, nées sur le tronc souche, à se porter vers la périphérie, à s'y étaler en conservant leurs dimensions, et avant même de s'être divisées, contrairement à ce qui se passe chez les autres Amniotes, où seules les divisions les plus déliées de l'arbre bronchique atteignent le pourtour de l'organe. Au huitième jour ces tendances sont nettement marquées. Sur la bronche souche qui traverse toute la longueur du poumon pour se continuer en arrière de ce dernier par l'ébauche du sac abdominal, on peut distinguer deux catégories de bronches secondaires dont les unes (*entobronches*) sont dirigées vers la face ventrale de l'ébauche pulmonaire, tandis que les autres (*ectobronches*) se placent sur sa face dorsale. Entre ces rameaux superficiels s'étend la masse compacte du mésenchyme qui ne renferme point de troncs bronchiques disséminés. Ces grosses bronches se divisent ensuite en rameaux qui se dirigent les uns vers le bord latéral, les autres vers le bord médial du poumon. La figure 84 montre les extrémités des entobronches et

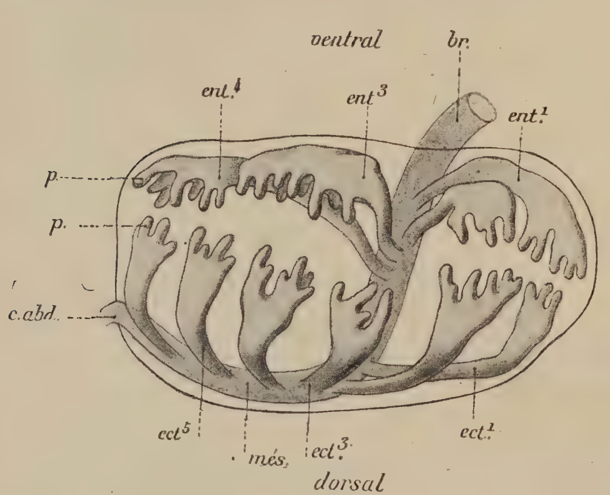


Fig. 84. — *Reconstruction de l'arbre bronchique d'un embryon de Poulet du 8e jour*, d'après A. Juillet,

br., bronche; — *c. abd.*, canal du sac abdominal; — *ect*1, à *ect*5, première à cinquième ectobronche ; — *ent*1 à *ent*4, première à quatrième entobronche ; — *més.*, mésobronche ; — *p.*, parabronche.

des ectobronches du bord médial du poumon se dirigeant les unes vers les autres. Sur leurs bords comme dans leur profondeur ces bronches émettent de petits bourgeons à peine saillants, première ébauche des rameaux de troisième ordre qui vont en naître pour s'étendre soit à la surface, soit dans l'épaisseur du poumon en constituant des tubes cylindriques, les *parabronches*. Celles-ci se réunissent entre elles en formant des circuits bronchiques.

Pour cela deux parabronches opposées arrivées en regard l'une de l'autre se branchent en Y et se disposent d'une manière alternante, si bien que la branche droite de l'Y de l'une, vient se mettre vis-à-vis de la branche gauche de l'Y de l'autre. Les deux extrémités s'accolent l'une à l'autre bout à bout. La cloison formée par leurs fonds se résorbe et les deux canaux bronchiques forment désormais un circuit complet partant de la mésobronche et y revenant à un autre point.

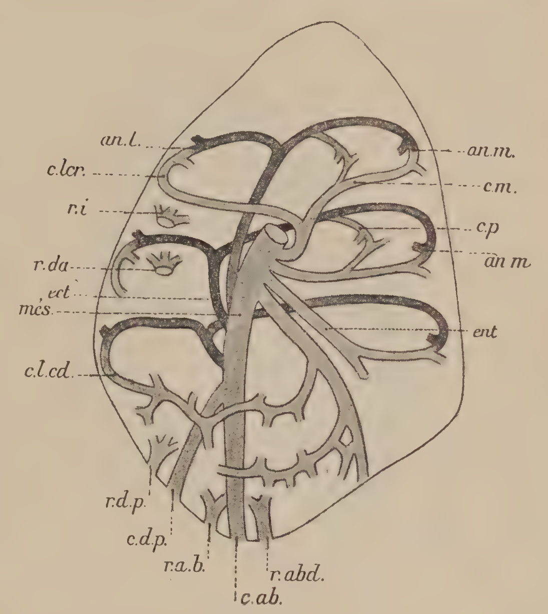


Fig. 85. — *Principaux conduits et circuits bronchiques du poumon des Oiseaux* (schéma),

an. l., anastomose latérale ; — *an. m.*, anastomose médiale ; — *c. abd.*, canal du sac abdominal ; — *c. l. cd.*, conduits latéro-caudaux ; — *c. l. cr.*, conduits latéro-craniaux ; — c. m., conduit médial ; — *c. d. p.*, conduit du sac diaphragmatique postérieur ; — *c. p.*, circuit profond ; — *ect.*, ectobronche ; — *ent.*, entobronche ; — *més.*, mésobronche ; — *r. ab.*, et *r. abd.*, bronches récurrentes du sac abdominal ; — *r. i.*, bronche récurrente du sac interclaviculaire ; — *r. da.*, bronche récurrente du sac diaphragmatique antérieur ; — *r. d. p.*, bronche récurrente du sac diaphragmatique postérieur.

Il y a deux groupes principaux de circuits bronchiques : 1° les *circuits médiaux* formés par la rencontre des parabronches issues de toutes les ectobronches et des trois premières entobronches et dirigées vers la face médiale du poumon (fig. 85) ; 2° les *circuits latéraux* beaucoup plus compliqués et qui se divisent en : *a*) *circuits latéro-craniaux* formés par les parabronches issues de la première entobronche et de la première ectobronche et qui s'anastomosent sur le bord latéral de la face dorsale ; *b*) les circuits *latéro-caudaux* formés essentiellement par les parabronches issues de la quatrième entobronche et des ectobronches caudales. Ces

derniers sont très compliqués parce que ces parabronches s'anastomosent fréquemment entre elles et avec les ramifications des bronches récurrentes, d'où résulte la formation d'un véritable réseau labyrinthique à la face ventrale du poumon. La figure 86 faite d'après une injection des voies pulmonaires avec un mélange métallique fusible à une basse température, montre avec exactitude ces diverses anastomoses.

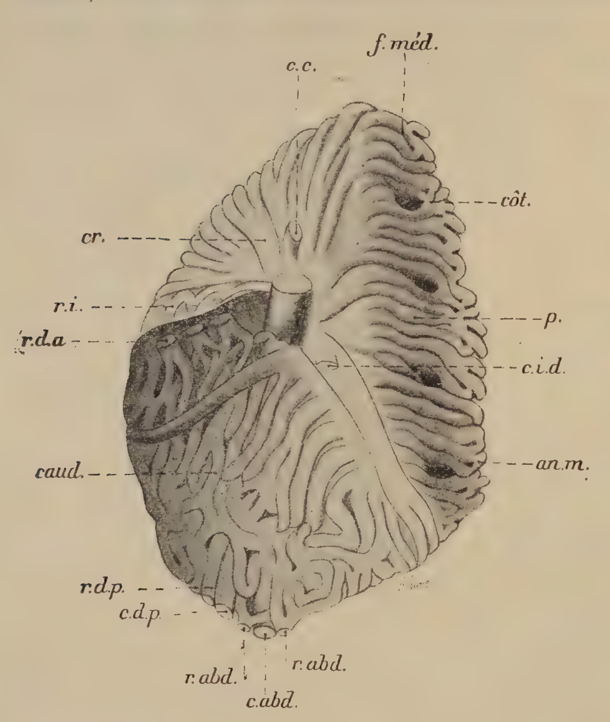


FIG. 86. — *Poumon de Poulet, vu de trois-quart par les faces ventrale et médiale. Injection métallique des bronches.*

an. m., anastomose médiale ; — *c. c.*, canal du sac cervical ; — *c. d. p.*, canal du sac diaphragmatique postérieur ; — *caud.*, face caudale ; — *côt.*, trou occupé par la côte ; — *c. id.*, canal du sac interclaviculaire ; — *c. abd.*, canal du sac abdominal ; — *cr.*, face craniale ; — *f. méd.*, face médiale ; — *p.*, parabronche ; — *r. abd.*, br. récurrentes du sac abdominal ; — *r. d. a.*, br. récurrentes du sac diaphragmatique antérieur ; — *r. d. p.*, br. récurrentes du sac diaphragmatique postérieur; — *r. i.*, br. récurrentes du sac interclaviculaire.

Les circuits bronchiques sont d'abord tous superficiels ; il apparaît plus tard des parabronches profondes qui traversent verticalement l'épaisseur de l'ébauche pulmonaire.

Les anastomoses entre parabronches qui constituent les circuits bronchiques ne s'établissent qu'à partir du treizième jour. Jusque-là toutes les parabronches se terminaient en culs-de-sac, comme le font les rameaux correspondants de l'arbre bronchique chez les autres pulmonés. En même temps s'ébauchent les autres dispositions caractéristiques du poumon des Oiseaux. D'abord, autour des diverses parabronches, le mésenchyme jusque-là continu dans toute l'épaisseur du poumon se dispose en colonnes prismatiques qui enveloppent chaque parabronche et qui, sur les coupes transversales, forment des polygones ayant pour centre la parabronche, et comme limites un cadre vasculaire commun aux faces contiguës des prismes adjacents. Puis l'entoderme de la

parabronche bourgeonne de petits diverticules rayonnants qui s'enfoncent peu à peu dans le mésenchyme en se subdivisant à leur extrémité distale en diverticules plus grêles (fig. 87, B. C.), ce qui permet

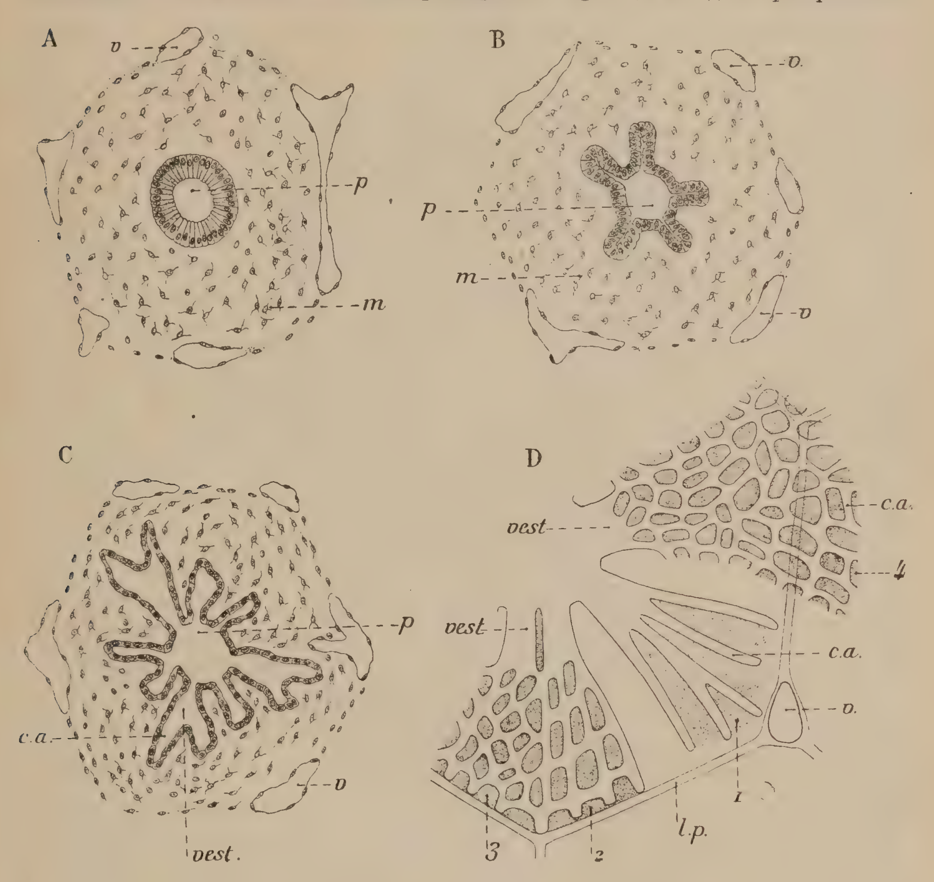


FIG. 87. — *Développement et disposition des capillaires aériens.*

A, B, C, trois stades successifs du développement d'après A. JUILLET ; — D, schéma de la constitution du réseau des capillaires aériens.

Lettres communes à toutes les figures, *c. a.*, capillaire aérien ;— *l. p.*, limite du territoire de chaque parabronche ;— *m.*, mésenchyme ;— *p.*, parabronche ; — *v.*, vaisseau ; — *vest.*, vestibule.

Lettres pour la figure D, 1. capillaires aériens en culs-de-sac ; — 2, avec anastomoses latérales simples ; — 3. anastomoses plus nombreuses ; dans ces trois cas les capillaires restent limités autour d'une parabronche ; — 4. anastomoses entre capillaires de deux parabronches voisines.

de distinguer à ces diverticules deux parties : l'une plus large s'ouvrant directement dans la parabronche, c'est le *vestibule*, l'autre plus étroite formée d'un nombre variable de tubes nés du fond et des côtés du vestibule, ce sont les *capillaires aériens* (*c. a.* fig. 87).

Vers la fin du développement, et avec une rapidité qui ne permet point

d'en suivre le détail, les capillaires aériens s'anastomosent fréquemment entre eux formant un labyrinthe inextricable de fins conduits aérifères entrelacés avec le reste du mésenchyme primitif supportant les vaisseaux de l'hématose. Chez les Oiseaux bons voiliers les réseaux des capillaires aériens des parabronches voisines communiquent entre eux largement (fig. 87. D. 4) ; chez les mauvais voiliers cette communication n'a pas lieu et les capillaires aériens restent cantonnés dans le domaine de leur propre parabronche (G. Fischer).

Ainsi le parenchyme pulmonaire des Oiseaux n'est point formé par la surface, gaufrée en alvéoles, des culs de sacs terminant les bronches, comme c'est le cas général, mais par un double réseau de capillaires aériens et de travées parenchymateuses très minces, comprenant un revêtement endothélial fourni par l'entoderme des parabronches, une quantité très minime de substance conjonctive issue du mésenchyme primitif et enfin les capillaires sanguins de l'hématose énormément développés. Il n'y a jamais d'alvéoles, jamais de culs-de-sac dans lesquels l'air ne peut arriver que d'une seule direction, mais un labyrinthe des voies aériennes toujours accessible par diverses entrées, et même dans le cas des bons voiliers, par la périphérie de chaque parabronche, c'est-à-dire par le côté opposé à la lumière de ce conduit aérien.

La formation des circuits bronchiques connue, il est facile de comprendre le développement et la signification des sacs aériens. Ces diverticules se développent à la face ventrale de l'ébauche pulmonaire, dans l'épaisseur du diaphragme primaire qu'ils clivent en deux lames, l'une ventrale, recouverte par le péritoine et refoulée vers le bas par l'accroissement des sacs, l'autre dorsale, qui reste en contact avec le poumon et forme le diaphragme définitif, ou *diaphragme ornithique* (Bertelli). Après s'être étendus dans la cavité viscérale les sacs bourgeonnent par leur face dorsale, accolée au diaphragme, des conduits simples ou multiples qui pénètrent dans le poumon, formant les bronches récurrentes, lesquelles s'anastomosent bientôt avec les circuits bronchiques.

Les sacs aériens sont au nombre de cinq de chaque côté. Bertelli les a divisés en trois groupes : un groupe supérieur comprenant deux sacs placés dans la partie craniale de la cavité du tronc, un groupe moyen composé également de deux sacs, et un groupe inférieur en comprenant un seul.

Les sacs supérieurs sont placés l'un dorsalement, l'autre ventralement. Les sacs supérieurs dorsaux, petits, se glissent en avant et dépassant la clavicule, viennent se placer à la base du cou (*s. s. d.* fig. 88), Les deux sacs droit et gauche de cette paire constituent les *sacs cervicaux* de Sappey. Ils forment, entre l'œsophage et les muscles prévertébraux,

deux cavités accolées l'une à l'autre par leur paroi médiale, et dont le

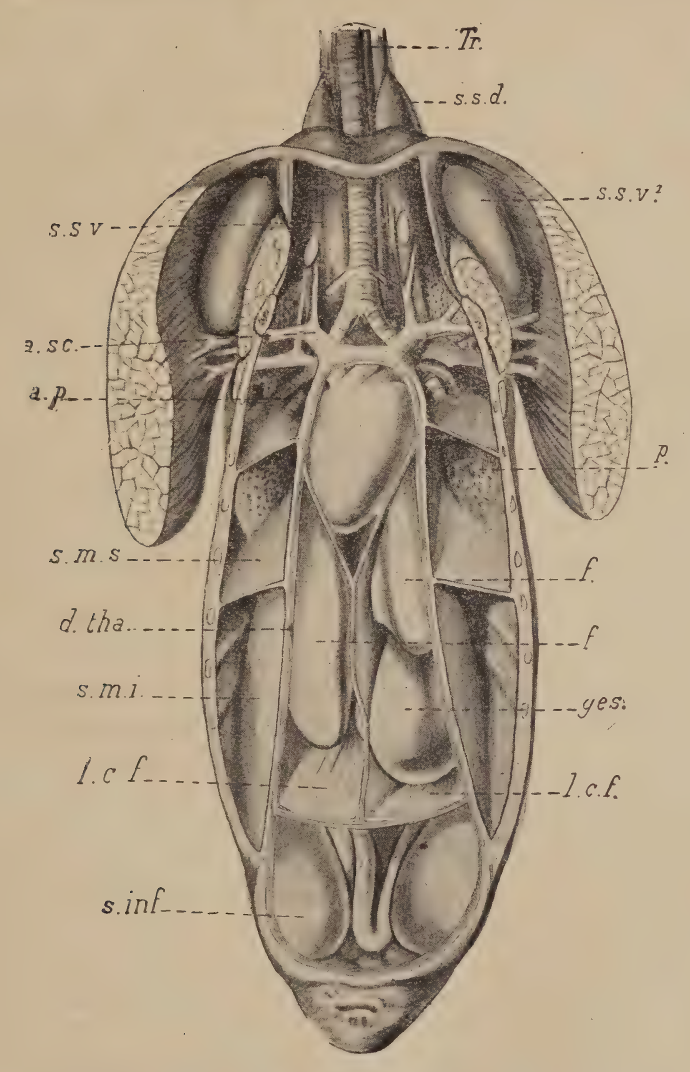


Fig. 88. — *Sacs aériens et viscères d'un Canard*, d'après H. Strasser, emprunté à Wiedersheim.

a. p., artère pulmonaire ; — *a, sc.*, artère sous-clavière ; — *d. th. a.*, diaphragme thoraco-abdominal ; — *f.*, foie ; — *gés.*, gésier ; — *l. c. f.*, ligament coronaire du foie ; — *p.*, poumon ; — *s. inf.*, sac inférieur ou abdominal ; — *s. m. i.*, sac moyen inférieur (diaphragmatique postérieur) ; — *s. m. s.*, sac moyen supérieur (diaphragm. antér.) ; — *s. s. d.*, sac supérieur dorsal ; — *s. s. v.*, sac supérieur ventral (interclaviculaire) ; — *s. s. v* [1]., prolongement extra-thoracique du sac supérieur ventral ; — *Tr.*, trachée.

plancher est constitué, au milieu par l'œsophage, sur les côtés par une lame résultant de l'accolement de leur paroi ventrale avec la paroi

dorsale des sacs supérieurs ventraux. Ces derniers prennent un grand développement et occupent la moitié ventrale de la partie antérieure ou craniale du thorax. Ils se moulent sur les viscères contenus dans cette cavité et les écartent des parties dont ils étaient primitivement voisins. Ils se réunissent sur la ligne médiane en s'accolant l'un à l'autre, et la lame formée à ce niveau par leurs parois fusionnées se résorbe, de sorte que leurs cavités se confondent en seule, le *réservoir interclaviculaire* de Sappey, considéré par lui comme un sac aérien impair. La trachée et les gros vaisseaux traversent librement cette cavité dans laquelle ils sont comme suspendus et dont l'œsophage forme une partie du plafond. Le réservoir interclaviculaire émet de chaque côté un diverticule important qui franchit la paroi latérale du thorax et vient s'épanouir entre elle et le muscle grand pectoral (*s. s. v*[1] fig. 88). Ce diverticule, alternativement comprimé et dilaté dans les mouvements du vol, joue un grand rôle dans la respiration en déterminant dans le sac aérien un appel d'air qui est ensuite poussé dans le poumon par les bronches récurrentes du réservoir interclaviculaire. Max Baer a en effet montré que les mouvements de l'aile suffisent à déterminer l'entrée et la sortie de l'air par la trachée.

Les sacs moyens ou *diaphragmatiques* (Bertelli) sont au nombre de deux de chaque côté. Le supérieur (diaphragmatique antérieur) forme une loge quadrangulaire sur les coupes frontales, et qui est placée à la face ventrale du poumon entre la paroi latérale du corps d'une part, et le péricarde de l'autre. L'inférieur (diaphragmatique postérieur), plus allongé, le suit en arrière et s'étend un peu au-delà du bord caudal du sternum. Les parois médiales des deux sacs diaphragmatiques sont situés exactement dans le prolongement l'une de l'autre et forment de chaque côté une lame verticale, tendue obliquement de la partie latérale moyenne du péricarde, en avant, jusque vers l'extrémité postérieure du corps. Les viscères abdominaux (foie) sont donc refoulés sur la ligne médiane entre ces deux lames, qui les séparent en même temps du diaphragme ornithique, et qui complètent avec ce dernier la paroi de la cavité péritonéale du côté cranial. A cause de cela on a considéré ces deux lames comme faisant partie de l'appareil cloisonnant du cœlome, c'est-à-dire du diaphragme. Ce dernier était alors formé chez les Oiseaux de deux parties, l'une dorsale ou pleurale répondant au diaphragme ornithique de Bertelli, l'autre latérale ou abdominale représentée par la paroi médiale des deux sacs diaphragmatiques et qui a reçu le nom de diaphragme thoraco-abdominal (H. Milne-Ewards).

Le sac inférieur forme de chaque côté une poche très allongée, qui dépasse en arrière les sacs diaphragmatiques postérieurs et atteint

jusqu'aux vertèbres caudales. Il se place à la face ventrale des reins définitifs qu'il sépare des viscères intestinaux rejetés en-dessous (*s. inf.* fig. 88).

Par suite de leur groupement les sacs aériens forment donc des compartiments creux, remplis d'air et cloisonnés en certains endroits par l'accollement des parois en contact des divers sacs. Un de ces compartiments, formé par les sacs cervicaux et interclaviculaires occupe toute la partie antérieure du thorax entre la colonne cervicale, le sternum et la base du cœur. Il est cloisonné horizontalement par la lame formée par la paroi dorsale du sac interclaviculaire et la paroi ventrale des sacs cervicaux. Deux autres compartiments, latéraux, et constitués par les sacs diaphragmatiques, s'étendent sur les côtés du tronc; enfin un dernier compartiment postérieur et dorsal est formé par les sacs abdominaux qui repoussent au-dessous d'eux les viscères digestifs et les voies génitales femelles. Par conséquent les parties dorsales et latérales de la cavité du tronc sont entièrement remplies d'air contenu dans les poumons et dans les sacs, et les viscères lourds sont ramenés sur la ligne médiane et en bas, ce qui a une grande importance pour l'équilibration dans le vol, en maintenant le centre de gravité dans la partie ventrale, et en calant les viscères mobiles de chaque côté du plan de symétrie du corps.

Les sacs aériens sont les seules parties de l'appareil respiratoire pouvant être dilatées et comprimées tour à tour. Les poumons, moulés sur les saillies osseuses formées par la tête vertébrale des côtes, qu'ils entourent (fig. 86), ne peuvent subir aucun mouvement de cet ordre. Les cavités pleurales qui existent chez l'embryon, au moins sur les côtés et sur la face dorsale des poumons, s'atrophient en grande partie, ne laissant subsister que çà et là des lambeaux discontinus de l'endothélium pleural (Bertelli).

L'appel d'air se fait exclusivement par les sacs aériens dilatés soit par les mouvements respiratoires, soit par le battement des ailes. L'air inspiré passe en partie dans les poumons et en partie dans les sacs qu'il remplit. Pendant l'expiration l'air contenu dans les sacs est renvoyé dans le poumon par les bronches récurrentes qui, par les anastomoses multiples des parabronches ventrales, (fig. 86) le diffusent dans tout l'organe.

Tous ces faits éclairent beaucoup la physiologie des sacs aériens. Ceux-ci n'allègent point l'Oiseau d'une manière appréciable, comme l'avait déjà fait remarquer Campana et la diminution de densité qu'ils déterminent par leur présence est largement compensée par la résistance à l'avancement causée par l'augmentation de volume qu'ils

entraînent. Mais ce sont des ventilateurs pulmonaires admirablement coordonnés avec de nombreux détails de l'organisation ornithique, et des compartiments de la cavité viscérale disposés au mieux des nécessités de l'équilibration dans le vol.

Pour compléter l'histoire des sacs aériens des Oiseaux il est nécessaire de rappeler la structure des poumons des Sauriens. Ces organes s'étendent sur une grande longueur de la cavité du tronc, mais ils ne sont point contenus dans des chambres pleurales closes. Rattachés en dedans au foie par les mésos latéraux, ils sont séparés de la masse intestinale par deux lames, une de chaque côté, tendues obliquement d'avant en arrière, de la face dorsale à la face ventrale du cœlome. Mais cette séparation n'est pas complète parce que ces lames (replis des reins primitifs) au lieu de se souder à la paroi ventrale, viennent simplement s'appliquer contre elle en y laissant reposer les conduits génitaux qu'elles renferment. Les chambres pleurale et péritonéale communiquent donc entre elles au-dessous de ces replis.

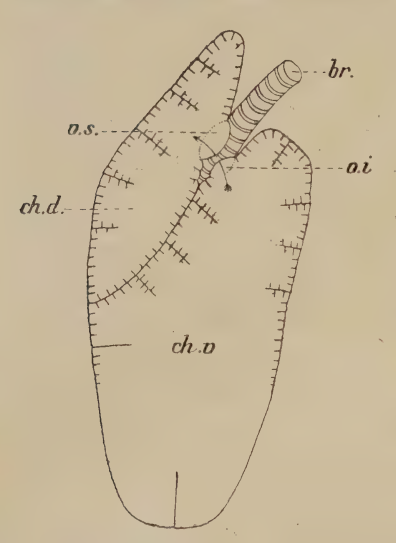


Fig. 89. — *Poumon d'Iguane, coupe sagittale.* Schéma.

br., bronche ; — *ch. d.*, chambre dorsale ; — *ch. v.*, chambre ventrale ; — *o. i.*, orifice inférieur ; — *o. s.*, orifice supérieur.

Le poumon est un vaste sac dans lequel on distingue deux parties : l'une antérieure et dorsale à paroi épaisse parce qu'elle est chargée d'alvéoles respiratoires, très richement vascularisée et très rouge sur le vivant ; l'autre postérieure et ventrale plus mince, pauvre en alvéoles et entièrement lisse, peu vascularisée et transparente. La bronche, courte, s'ouvre près de la partie craniale de ce sac. Chez certains Sauriens (Iguane, Varan, Uromastix), ces deux parties du poumon sont séparées l'une de l'autre par une cloison oblique qui continue la direction de la bronche. Celle-ci dans son court trajet intrapulmonaire est percée de deux orifices situés à peu près au même niveau et qui s'ouvrent l'un dans la chambre dorsale, l'autre dans la chambre ventrale. Chacune de ces chambres répond à une bronche primitive terminée en un large cul-de-sac et dont la paroi s'est tapissée d'une quantité plus ou moins considérable d'alvéoles pour la bronche dorsale, ou est restée presque lisse dans la bronche ventrale. Lors de l'inspiration, l'air pénètre dans les deux

cavités. Dans l'expiration la position des orifices bronchiques fait qu'une partie de l'air contenu dans la cavité ventrale est conduite dans la dorsale. Comme cet air n'avait certainement pas été entièrement dépouillé de son oxygène à cause du faible développement des alvéoles, il peut être utilement employé à la respiration, et la cavité ventrale, ou, d'une manière plus précise, la partie caudale du poumon, peut être considérée comme un simple réservoir aérien destiné à conserver intact un certain volume de l'air inspiré et à le distribuer ensuite aux alvéoles respiratoires, comme le font les sacs aériens.

Ce mode de ventilation est en rapport avec le fait que la partie craniale du poumon est placée dans une portion du thorax incapable de se dilater ou de se resserrer, tandis que la partie caudale, logée dans la portion dorsale des flancs sous les côtes, très mobiles, peut facilement changer de volume. Il y a donc une certaine analogie entre la circulation aérienne dans le poumon des deux groupes, mais il n'y a aucun rapprochement morphologique entre leur structure. Les bronches des Reptiles se terminent en culs-de-sac, les appendices plus ou moins divisés que peut présenter leur partie caudale, n'en sont que des diverticules n'ayant rien de commun avec les sacs aériens, parce qu'ils ne forment point de circuits bronchiques. Il est impossible d'imaginer que de tels diverticules aient pu servir de points de départ à la formation des sacs aériens ornithiques puisque ceux-ci sont bâtis sur un tout autre principe.

Art. III. Membres

Les membres des Oiseaux méritent une mention spéciale, car ils sont tous deux spécialisés dans une fonction très particulière, la bipédie pour le postérieur, le vol pour l'antérieur, et, pour faire face à ces deux adaptations, ils adoptent chacun l'un des modes principaux d'orientation connus. Le membre postérieur est en effet du type dressé ou parasagittal, tandis que l'antérieur appartient au type horizontal ou rampant, ce qui peut paraître à première vue un bien extraordinaire paradoxe.

Membre postérieur. — Le membre postérieur comprend trois segments mais qui ne correspondent pas exactement à ceux du membre typique, parce que l'articulation intertarsienne qui s'y rencontre, comme chez tant d'autres Sauropsidés, rejette avec le zeugopode la rangée proximale du tarse, et avec le métatarse sa rangée distale, de sorte que les segments du membre sont représentés par le fémur, le

tibio-tarse (le péroné est très réduit et peut être négligé dans la composition de la jambe) et le pied comprenant un tarso-métatarse et des phalanges pliées sur celui-ci de manière à s'étaler plus ou moins sur le sol et à former ainsi la base d'appui du membre.

Le fémur est généralement court, toujours plus court que le tibiotarse. Il est dans un plan parasagittal et forme avec le bassin un angle zono-stylique ouvert en avant, plus petit qu'un angle droit, dans la position moyenne, et qui dans son écartement maximum ne dépasse pas 90°. En effet les mouvements de l'os se font surtout d'arrière en avant, par exemple lorsque le membre est relevé dans le vol. Le genou est alors remonté du côté dorsal et peut être maintenu assez longtemps dans cette position, tandis que le redressement du fémur par l'ouverture de l'angle zono-stylique est un mouvement rare, n'amenant jamais le fémur à angle droit sur l'axe du tronc, et qui ne se maintient que peu d'instants. La valeur de l'angle zono-stylique est bien inférieure à celle du même angle chez les Ornithischiens. Ce fait est en rapport avec les conditions particulières de la bipèdie chez les Oiseaux, laquelle est obtenue par un allongement de la partie postacétabulaire du bassin, beaucoup plus considérable que chez les Dinosauriens, et comporte, par suite de l'absence d'une queue lourde et puissante, un transfert du centre de gravité en avant beaucoup plus prononcé que chez ces derniers. Il est nécessaire que, dans la station, le pied soit au-dessous du centre de gravité et par conséquent qu'il soit plus en avant que chez les Dinosauriens; l'avancement du genou obtenu par la grande ouverture de l'angle ischio-fémoral, permet de réaliser cette condition.

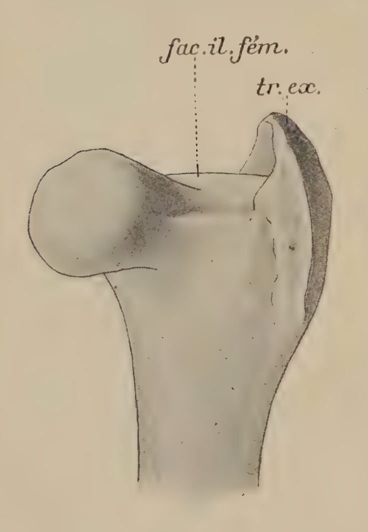


Fig. 90. — *Tête du fémur gauche de Dindon, face craniale.*

Le proximum fémoral présente une disposition tout à fait spéciale en ce que, contrairement à celui des Mammifères à membres dressés, il ne s'articule pas seulement avec le bassin par une tête arrondie portée par son bord interne, mais aussi par une large surface qui surmonte le sommet de sa diaphyse et qui constitue certainement la partie la plus importante de l'articulation coxo-fémorale, comme chez les Reptiles rampants où cette articulation est aussi terminale. Cette surface s'applique contre l'apophyse ilio-fémorale qui est véritablement la surface

portante de l'articulation coxo-fémorale. Tout le poids du corps est transmis par l'apophyse ilio-fémorale à la surface articulaire du fémur, puis, par celle-ci au reste du membre. Les autres parties articulaires de la tête fémorale jouent à côté de la précédente un rôle subordonné. Elles sont au nombre de deux, la facette trochantérienne et la tête fémorale proprement dite. La facette trochantérienne, située sur la face interne du trochanter, au point où celle-ci se continue avec la surface articulaire fémorale est légèrement excavée pour former une sorte de gorge contre laquelle glisse le bord latéral de l'apophyse ilio-fémorale de l'ilion, et qui s'oppose à tout mouvement un peu prononcé de rotation du fémur sur son axe longitudinal. La tête fémorale, qui ressemble au premier abord à celle des Mammifères, n'est point portante et ne sert aucunement à transmettre au fémur le poids du corps. En effet sa surface articulaire principale, c'est-à-dire la plus grande partie de la sphère polie, couverte de cartilage, qu'elle forme, est tournée en bas, ventralement, et en même temps la surface articulaire de la cavité cotyloïde est aussi principalement développée de ce côté-là, tandis qu'elle est réduite en haut, dorsalement. En outre l'attache du ligament rond sur la tête fémorale occupe aussi la face dorsale de celle-ci. Cette inversion de l'attache du ligament rond, par rapport à sa position chez les Mammifères où elle est toujours située du côté ventral, a été signalée il y a longtemps, mais on n'y a guère pris garde. Elle montre cependant, et l'examen de la cavité cotyloïde le confirme absolument, que la tête fémorale fonctionne aussi d'une manière inverse à celle des Mammifères. Loin de supporter le corps, elle soutient simplement la jambe dans le lever de celle-ci, c'est-à-dire dans le vol, ou lorsque l'animal se tient, comme cela est fréquent, sur une seule patte. La moitié ventrale de la cavité cotyloïde des Mammifères supporte évidemment aussi le poids de la jambe dans le lever de celle-ci, mais

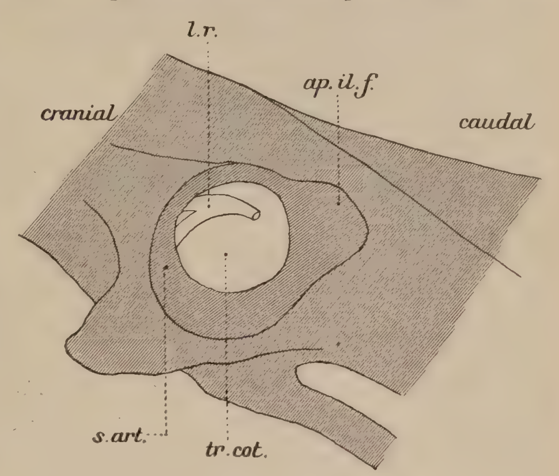


Fig. 91. — *Cavité cotyloïde et ligament rond de Dindon* (schéma).

ap. il. f., apophyse ilio-fémorale ; — *l. r.*, ligament rond ; — *s. art.*, surface articulaire ; — *tr. cot.*, trou cotyloïdien.

cette fonction est beaucoup moins importante que chez les Oiseaux, c'est pourquoi cette partie de la cavité cotyloïde est moins développée et présente l'échancrure cotyloïdienne, en même temps que le ligament rond s'insère sous le sommet de la tête fémorale, c'est-à-dire ventralement à l'axe de cette tête. La moitié supérieure de la cavité, portante, est au contraire bien développée chez les Mammifères. Son rôle est rempli, chez les Oiseaux, par l'apophyse ilio-fémorale qui peut être considérée comme un appendice spécial du bord articulaire de l'acétabulum, développé en raison de cette division du travail dans l'articulation de la hanche des Oiseaux. Le proximum fémoral présente, outre les surfaces articulaires dont il vient d'être question, un trochanter bien développé qui prolonge dorsalement la face externe de l'os et répond au trochanter externe ou latéral. Il n'y a pas de trochanter interne.

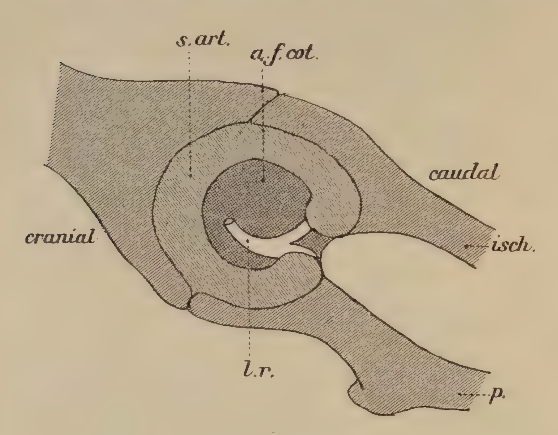
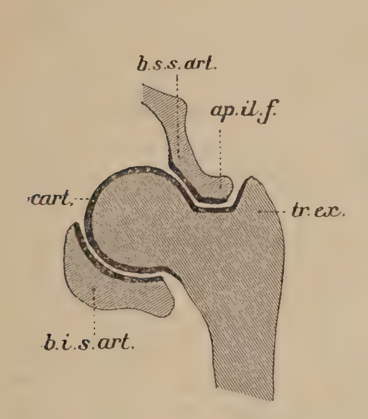


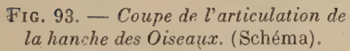
Fig. 92. — *Cavité cotyloïde et ligament rond d'un Mammifère.*

a. f. cot., arrière-fond de la cavité cotyloïde ; — *isch.*, ischion ; — *l. r.*, ligament rond ; — *p.*, pubis ; — *s. art.*, surface articulaire.

Le distum fémoral présente deux condyles séparés l'un de l'autre, en avant, par une gouttière profonde dans laquelle joue une rotule, et qui se prolongent en arrière par une surface articulaire en forme de demi-disque, remontant assez haut sur la face de flexion, ce qui permet une fermeture presque complète de l'angle poplité. Le condyle interne est réservé au tibia seul. L'externe est en rapport à la fois avec le tibia et avec le péroné. Ce dernier os, qui joue sur une facette spéciale du condyle externe, est ainsi disposé qu'il fonctionne dans certains mouvements de la jambe à peu près comme un déclic ou un taquet à ressort qui maintient les surfaces articulaires immobiles à moins qu'un effort musculaire spécial ne vainque sa résistance. Ce mécanisme curieux a été bien étudié par les auteurs du début du XIXe siècle, Cuvier, Duméril et surtout Strauss-Dürkheim; il n'est cité ici que pour rappeler une des conditions de la conservation du péroné qui, bien développé et fonctionnant utilement au genou, est rudimentaire et même manquant dans le reste de son trajet habituel. La rotule n'a point du tout la forme biconvexe arrondie ou ovale de celle des Mammifères, mais celle d'une

pyramide quadrangulaire dont le sommet, tronqué, est tourné en bas où il est rattaché à la crête interne du tibia par un ligament court, parfois même coossifié avec elle, et dont la base, assez étendue, est tournée en haut. Les deux faces antéro-latérales de cette pyramide forment la




Fig. 93. — *Coupe de l'articulation de la hanche des Oiseaux.* (Schéma).

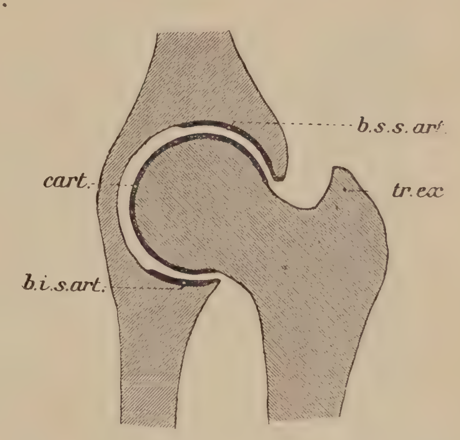


Fig. 94. — *Coupe de l'articulation de la hanche des Mammifères.* (Schéma).

Lettres communes aux deux figures, *ap. il. f.*, apophyse ilio-fémorale ; — *b. i. s. art.*, bord inférieur de la surface articulaire ; — *b. s. s. art.*, bord supérieur de la surface articulaire ; — *cart.*, cartilage (en noir dans les deux figures) ; — *tr. ex.*, trochanter externe.

partie sous-cutanée de l'os qui est assez étendue transversalement, beaucoup plus que dans les Mammifères.

Le tibio-tarse est volumineux et allongé. Son proximum forme un plateau tibial creusé de deux légères cavités pour les condyles correspondants. Sur sa face antérieure, il porte deux crêtes saillantes, l'une interne, toujours bien développée, l'autre externe, péronéale, moins forte. On a signalé souvent dans le proximum tibial la présence d'une épiphyse, la seule disait-on du système osseux des Oiseaux ; je n'ai pu l'observer sur les jeunes Poulets, Canards et Oies, et l'on a sans doute pris pour elle l'épais cartilage épiphysaire (voy. p. 469). Le péroné est limité au voisinage du proximum tibial. Sa tête, saillante, dépasse en haut le plateau tibial pour s'accoler à la facette externe du condyle fémoral externe. Son corps descend sous la forme d'un stylet plus ou moins allongé le long du bord externe du tibia auquel il se soude sur une longueur variable par sa partie moyenne, tandis que ses deux extrémités demeurent libres. Le péroné n'atteint jamais l'extrémité inférieure du tibio-tarse et s'arrête souvent à une assez grande distance de cette dernière. Le distum du tibio-tarse est formé par la soudure du

tibia et de la première rangée des os du tarse. Ceux-ci sont fusionnés latéralement les uns aux autres en une pièce unique dans laquelle on ne peut les distinguer individuellement sauf, tout au début, le péronéal qui est un peu séparé du reste, mais dont la suture avec le tibia se voit encore sur les sujets jeunes où on l'a prise parfois pour la limite d'une épiphyse. Cette pièce forme au distum de la jambe deux condyles, assez semblables à ceux du fémur, mais tournés en sens inverse, c'est-à-dire regardant en avant, comme cela se doit du reste, l'angle pédieux qu'ils permettent de former avec le troisième segment, étant inverse de l'angle poplité.

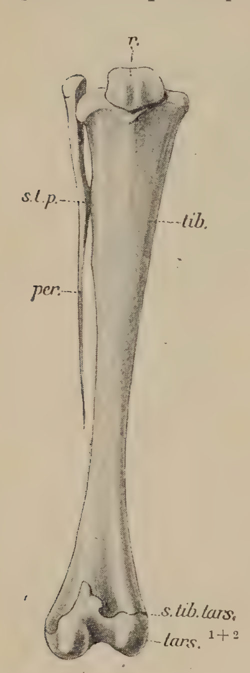


Fig. 95. — *Tibio-tarse de Poulet jeune, face antérieure.*

per., péroné ; — *r.*, rotule ; — *s. t. p.*, suture tibio-péronéale ; — *s. tib. tars.*, suture tibio-tarsienne ; — *tars* 1+2, première rangée du tarse ; *tib.*, tibia.

Le troisième segment du membre est formé par la rangée distale du tarse, le métatarse et les doigts. La première partie constitue de bonne heure une pièce unique, transversale, et dans laquelle il est impossible de reconnaître les tarsiens qui ont contribué à la former. Les métatarsiens se montrent d'abord au nombre de cinq dont le premier se développe peu, et manque même dans certains Oiseaux avec le pouce, et dont le cinquième s'atrophie toujours sans laisser de traces visibles extérieurement. Les trois métatarsiens médians s'allongent beaucoup et se fusionnent latéralement sur toute leur longueur en un os unique, le *canon*. On a autrefois considéré la pièce tarsienne distale comme étant l'épiphyse du canon. La composition du canon à l'aide de trois métatarsiens est encore très visible chez le *Spheniscus* où cet os est court, et où les métatarsiens ne sont que partiellement soudés. Chez les autres Oiseaux elle se trahit seulement, au proximum de l'os par deux trous percés de sa face antérieure à la postérieure et qui répondent à l'intervalle existant entre les têtes des métatarsiens voisins, et à son distum par la présence de trois poulies distinctes pour les trois doigts.

La rangée distale du tarse forme au proximum du troisième segment, un plateau osseux comparable à celui du tibia et creusé comme lui de deux cavités glénoïdes pour recevoir les condyles correspondants, ce qui complète la ressemblance de l'articulation du pied avec celle du genou, et la ressemblance est encore augmentée (Alix) par la présence de ménisques inter-articulaires et de ligaments croisés. Sur la face posté-

rieure du plateau tarsien il existe deux crêtes saillantes qui se continuent sur les métatarsiens, et qui servent à l'insertion du tendon d'Achille, d'où le nom de *crêtes du talon* (Alph. Milne Edwards). En réalité ces crêtes n'ont rien de commun avec le talon puisqu'elles sont au-delà du calcanéum qui est lui-même passé dans la jambe. Elles répondent bien plus exactement aux crêtes latérales du métatarse auxquelles s'attache chez tous les Sauropsidés le tendon des muscles gastrocnémiens.

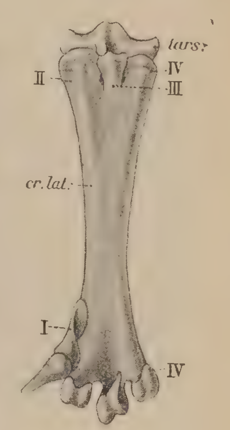


Fig. 96. — *Tarso-métatarsien de Poulet jeune, face postérieure.*

I à IV, premier à quatrième métatarsien; — *cr. lat.*, crête latérale ; — *tarse*, deuxième rangée du tarse.

Les doigts dont le nombre ne dépasse jamais quatre, le cinquième manquant toujours, ont la même formule phalangée que les Sauriens et les Crocodiles, c'est-à-dire que le nombre des phalanges est pour chaque doigt, en partant du gros orteil, deux, trois, quatre, cinq.

Après ce qui a été dit des muscles du bassin, il y a peu à ajouter pour les muscles de la jambe, et il faut signaler seulement les muscles qui agissent comme ressorts pour maintenir l'écartement moyen des angles du membre. L'angle zono-stylique est maintenu par des muscles directs les adducteurs, et par des indirects les pelvi-tibiaux et péronéaux aussi bien que par le fessier superficiel de la couche ilio-tibiale, tandis que l'angle pédieux a pour ressorts à la fois les muscles fléchisseurs — qui, s'appuyant sur le sommet de cet angle, en arrière, tendent à l'ouvrir par leur contraction — mais surtout les muscles jumeaux et soléaire dont le tendon s'épanouit sur la face postérieure du tarso-métatarsien où il forme la gaine postérieure des fléchisseurs, comparable à l'aponévrose plantaire, tandis que ses bords s'attachent aux crêtes métatarsiennes dont il a été parlé plus haut. Dans la station ce muscle agit comme celui des Mammifères quadrupèdes, en tendant constamment à ouvrir l'angle pédieux, tandis que le poids du corps s'oppose à cet effet d'où le maintien de la position moyenne.

Membre antérieur. — Le membre antérieur est disposé dans le plan horizontal et ses différents segments, lorsqu'ils sont déployés, sont à peu près contenus dans ce plan, tandis que lorsqu'ils sont reployés, dans l'aile au repos, le dernier prend une direction voisine de la verticale. Mais c'est là une adaptation à la position de repos et cette orientation particulière du dernier segment ne contredit en rien la règle

indiquée ci-dessus, puisque l'horizontalité est bien la loi du membre fonctionnant, et que l'axe bitrochléen est toujours vertical de façon que l'angle cubital est contenu dans le plan horizontal.

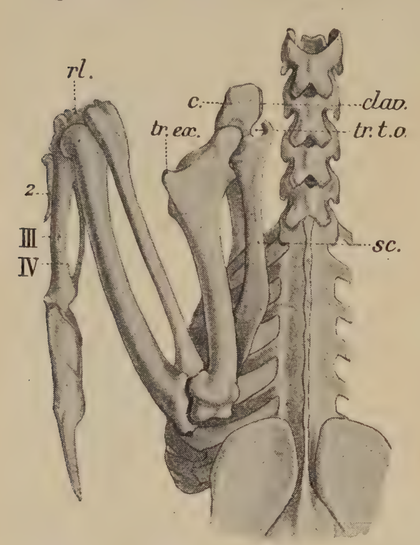


Fig. 97. — *Pigeon. Aile presque entièrement reployée au repos.*

c., coracoïde ; — *cl.*, clavicule ; — *rl.*, radial ; — *sc.*, scapulum ; — *tr. ex.*, trochanter externe ; — *tr. t. o.*, trou triosseux ; — 2. deuxième doigt ; — III, IV, troisième, quatrième métacarpiens.

L'humérus ressemble beaucoup, on l'a dit bien des fois, à celui des Sauriens, en ce que son proximum est large et aplati, étant prolongé à chacun de ses bords par un trochanter bien développé. Le distum huméral est encore beaucoup plus voisin de celui des Reptiles par ses condyles, qui ont exactement la même disposition que chez ces derniers, le radial s'étendant davantage sur la face ventrale ou de flexion de l'humérus, et ayant son grand axe dirigé obliquement vers le milieu de l'humérus, le cubital étant plus réduit et convergeant quelque peu vers le radial. Il y a toutefois une différence considérable entre l'humérus des Oiseaux et celui des Sauriens, car le proximum du premier au lieu d'être aplati dorso-ventralement est comprimé de dehors en dedans, ou, ce qui revient au même, il est devenu vertical au lieu d'être horizontal comme chez les Lézards. Par conséquent le condyle articulaire qui occupe le sommet de la tête humérale et suit exactement sa direction, se trouve aussi être vertical. Il n'y a donc point dans le corps de l'humérus, la torsion signalée à propos des Sauriens et les axes des deux têtes qui terminent cet os (axe bitrochléen, axe du proximum) sont tous les deux verticaux. Ensuite de cet arrangement le trochanter externe ou latéral est maintenant situé en haut ou sur le bord dorsal du proximum. Il est continué sur la diaphyse par une crête plus ou moins forte, la crête delto-pectorale. Le trochanter interne ou médial est placé en bas, sur le bord ventral. Il est plus saillant que l'autre et mieux détaché que lui de la surface articulaire de l'humérus. Au-dessus de ce trochanter interne, à la face d'extension de l'humérus, se trouve un large pertuis conduisant dans la diaphyse et qui sert au passage du sac aérien intra-huméral (trou pneumatique). Le condyle articulaire est une saillie ovalaire placée sur l'extrémité proximale de la

tête humérale, qu'elle suit tout en étant plus développée sur la face d'extension que sur celle de flexion de l'humérus, comme si le condyle s'était légèrement infléchi en dedans, vers le tronc, pour aller au au devant de la cavité glénoïde. La surface articulaire est plus large du côté dorsal, plus étroite dans sa partie ventrale, qui finit en pointe adaptée à la forme en coin à sommet inférieur de la cavité glénoïde (fig. 78). Le condyle huméral présente deux surfaces de roulement. L'une plus étroite, à plus petit rayon, es formée par sa section transversale, l'autre plus grande, à rayon plus étendu, est constituée par son bord vertical. La première sert aux petits mouvements de l'aile s'écartant et se rapprochant du tronc ; l'étendue de ces mouvements ne dépasse jamais, si même elle l'atteint, un arc de 80°. La seconde est employée aux grands mouvements d'abaissement et d'élévation de l'aile, qui ont une amplitude beaucoup plus grande, et atteignent près de 130°. En dehors de ces mouvements l'humérus peut aussi effectuer une légère rotation sur son axe longitudinal comme on le voit bien dans l'aile au repos où l'axe bitrochléen n'est plus absolument vertical, mais légèrement incliné, son extrémité radiale s'abaissant un peu en même temps qu'elle se porte en dehors. Les grands mouvements de l'aile s'accompagnent aussi de rotation dans divers sens suivant le point de la course du membre. Ces mouvements de rotation qui ont une grande importance dans le vol peuvent être négligés ici.

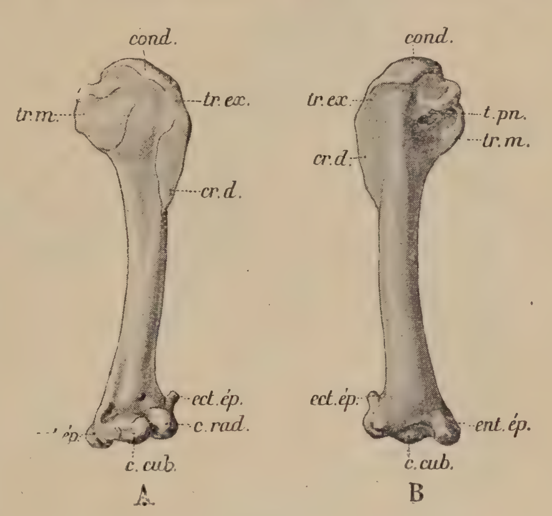


FIG. 98. — *Humérus* de Corvus corone.

A, face externe ou de flexion ; — B, face interne ou d'extension.

cond., condyle ; — *c. cub.*, condyle cubital ; — *c. rad.*, condyle radial ; — *cr. d.*, crête deltoïde ; — *ect. ép.*, ectépicondyle ; — *ent. ép.*, entépicondyle ; — *tr. ex.*, trochanter externe ; — *tr. m.*, trochanter médial ; — *t. pn.*, trou pneumatique.

Le zeugopode est formé du radius et du cubitus, ce dernier toujours plus fort que le premier. Par suite de la verticalité de l'axe bitrochléen et de la situation du condyle radial en avant du cubital, le radius est porté au-dessus du cubitus et un peu en dedans de lui. Cette disposi-

tion, déjà visible chez les Lézards, tient en partie à la position du condyle radial sur la face de flexion de l'humérus, en partie à sa direction oblique vers le milieu de ce dernier. Elle est encore accusée ici par le fait que le cubitus présente toujours une facette articulaire assez développée pour le condyle radial. Cette facette se place sur le condyle radial, dont elle occupe la partie postérieure ou interne, repoussant le radius en avant et en dedans. Aussi les deux os du zeugopode qui, l'axe bitrochléen étant devenu vertical, devraient être rigoureusement l'un ventral le cubitus, l'autre dorsal le radius, s'ils conservaient la place qu'ils occupent dans le membre-type, sont devenus antérieur et postérieur. Le radius en effet est placé, dans l'aile étendue, sur le bord antérieur ou cranial de l'avant-bras, le cubitus sur son bord caudal. Le plan zeugopodique qui, toujours dans le membre type, devrait être parasagittal et parallèle au plan passant par l'axe bitrochléen et l'axe huméral, est fortement oblique et même presque perpendiculaire à ce plan, c'est-à-dire voisin du plan horizontal de l'aile déployée. Dans l'aile au repos il abandonne un peu de cette quasi-horizontalité pour devenir voisin de la verticale, le radius devenant plus exactement dorsal, le cubitus ventral, conséquence de la rotation humérale signalée plus haut, bien plus que d'une rotation du zeugopode sur son axe longitudinal, rotation sinon impossible du moins fort peu prononcée.

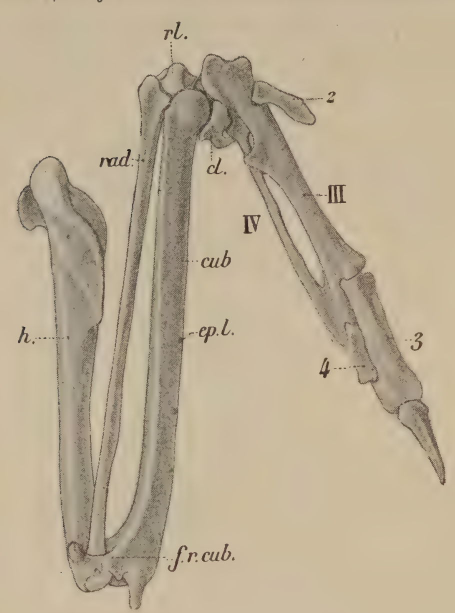


Fig. 99. — *Aile reployée* de Corvus corone, *face dorsale*.

cl., cubital ; — *cub.*, cubitus ; — *ép. l.*, épines des ligaments perpendiculaires ; — *f. r. cub.*, facette radio-cubitale ; — *h.*, humérus ; — *rad.*, radius ; — *rl.*, radial ; — 2, 3, 4, deuxième, troisième, quatrième doigts ; — III, IV, troisième, quatrième métacarpiens.

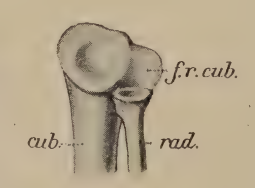


Fig. 100. — *Proximum zeugopodique de* Corvus corone, *facettes articulaires.*

cub., cubitus ; — *f. r. cub.*, facette radio-cubitale ; — *rad.*, radius.

Quoi qu'il en soit le radius est toujours en avant, et en dedans du cubitus, et à cause de cela on dit souvent que l'avant-bras est en demi-pronation. On peut conserver cette expression,

consacrée par l'usage, mais il faut bien se rappeler que la pronation vraie est un mouvement très peu répandu et exclusif aux Mammifères

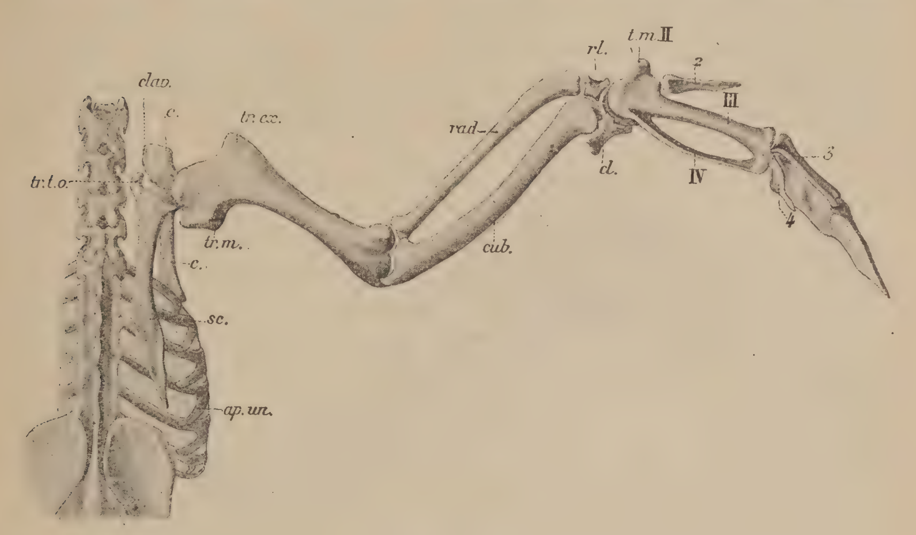


Fig. 101. — *Aile étendue de Pigeon, face dorsale.*

ap. un., apophyse uncinée ; — *c.*, coracoïde ; — *clav.*, clavicule ; — *cub.*, cubitus ; — *cl.*, cubital ; — *rad.*, radius ; — *rl.*, radial ; — *t. m.* II, tubercule du deuxième métacarpien ; — *tr. ex.*, trochanter externe ; — *tr. m.*, trochanter médial ; — *tr. t. o.*, trou triosseux; — 2, 3, 4, deuxième, troisième, quatrième doigts ; — III, IV, troisième, quatrième métacarpiens ; — *sc.*, scapulum.

supérieurs. Pas plus chez les Oiseaux que chez les Sauriens un semblable mouvement n'est possible et les deux os de l'avant-bras ne se croisent jamais.

Arrivés à l'extrémité distale de l'avant-bras le radius et le cubitus dirigent tous deux leur face articulaire vers le bord cubital. Pour cela l'extrémité distale tout entière du radius se courbe légèrement du côté cubital, tandis que celle du cubitus reste droite et dans le prolongement de l'axe longitudinal de l'os (fig. 102), mais sa surface articulaire carpienne est taillée de manière à regarder principalement vers le bord cubital et en même temps du côté palmaire, cette inclinaison palmaire augmentant à mesure que l'on arrive vers le bord cubital de l'avant-bras. L'articulation carpienne du zeugopode a donc une direction tout à fait particulière, puisque, contrairement à celle des Sauriens, qui permet un déplacement du carpe soit du côté dorsal, soit du côté ventral du zeugopode, elle ne permet plus ici que des mouvements de la main dans un plan parallèle à celui de l'avant-bras, c'est-à-dire dans le sens radio-cubital et inversement. Ces mouvements répondent à ceux d'adduction, et d'abduction de l'anatomie humaine. L'adduction signifie

l'inclinaison de l'axe de la main vers le côté cubital et par là même vers le corps dans la position supinée de la main, prise comme point de départ pour les comparaisons. L'abduction désigne au contraire l'inclinaison de l'axe chiridien du côté radial, et son écartement du tronc. Mais ces mots prêtent à quelque confusion parce qu'ils changent de sens lorsqu'on les applique non plus à la position de l'axe de la main par rapport à celui

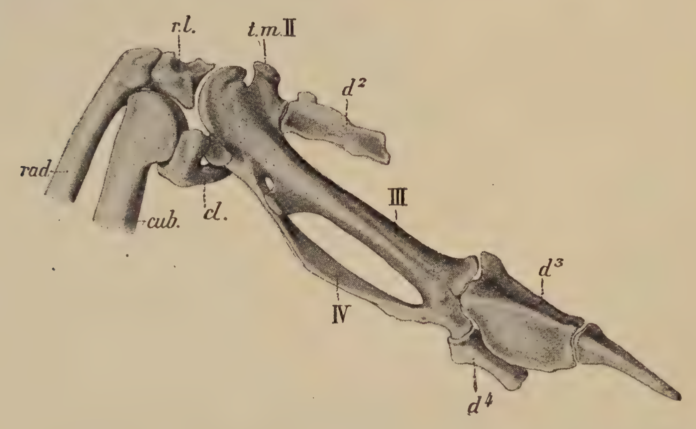


Fig. 102. — *Extrémité de l'aile droite du Dindon face dorsale.*

cl., cubital ; — *cub.*, cubitus ; — d^2, d^3, d^4, deuxième, troisième, quatrième doigts ; — *rad.*, radius ; — *rl.*, radial ; — *t. m.* II, tubercule du deuxième métacarpien ; — III, IV, troisième, quatrième métacarpiens.

du corps, mais à la position de rayons digitaux vis-à-vis de l'axe de la main, car alors ils prennent, pour les doigts latéraux envisagés individuellement, une signification opposée à celle qu'ils expriment lorsqu'ils s'appliquent à l'autopode entier. Ainsi le quatrième doigt écarté du médius est en abduction par rapport à ce dernier, bien qu'il s'incline en réalité du côté de la main vers lequel se fait l'adduction, c'est-à-dire du côté cubital. Comme d'autre part le langage courant a consacré l'usage de dire que le bout de l'aile s'étend lorsqu'il se met autant que possible dans le prolongement de l'avant-bras, et qu'il se fléchit dans le cas contraire, nous emploierons le mot d'extension pour désigner le mouvement effectué du cubitus vers le radius (abduction) et celui de flexion pour le mouvement inverse (adduction). Cette manière de faire a pour elle l'exemple de Vicq d'Azyr qui a, le premier, bien étudié les membres au point de vue comparatif, et elle ne présente aucun inconvénient, à la condition de bien se rappeler que les mots extension et flexion s'appliquent ici à des mouvements absolument différents de ceux auxquels ils sont affectés dans la plupart des cas. Elle aura en outre l'avantage de faciliter l'exposition et la compréhension des chan-

gements de fonction des muscles résultant de cette orientation nouvelle des mouvements de la main. L'extension de la main n'est jamais complète et l'axe de celle-ci forme toujours avec celui de l'avant-bras un angle ouvert du côté cubital. Dans la main étendue, cet angle est obtus et atteint environ 140°. On peut le désigner sous le nom d'angle *cubito-métacarpien.*

La disposition du carpe, en rapport avec la possibilité des mouvements de la main dans le plan du zeugopode seulement, est la suivante. Chez l'animal adulte et même bien avant l'éclosion (voy. plus loin), on ne voit plus que deux os distincts au carpe, l'un en rapport avec le radius et appelé *radial*, l'autre avec le cubitus, le *cubital.* Ces deux os répondent à la première rangée du carpe. Le radial représente sans doute le radial et l'intermédiaire fusionnés ; le cubital est formé du cubital et vraisemblablement aussi du pisiforme qui apparaît de très bonne heure, et supplanterait même entièrement le cubital qui, d'après PREIN, disparaîtrait vers le neuvième jour. Ces deux pièces carpiennes ne se touchent point entre elles, le radial étant plus étroitement uni au radius, le cubital au bord cubital de la poulie articulaire du cubitus, dont la partie moyenne arriverait directement en contact avec la tête articulaire du distum carpien si elle n'en était toujours séparée par un ligament interosseux qui réunit le radial au cubital. Ce ligament, qui dérive de l'ébauche du central chez l'embryon de 10 jours (PREIN), glisse au-devant de la tête du cubitus lorsque les os qu'il unit sont eux-mêmes déplacés sur cette tête, ce qui arrive constamment dans les mouvements de flexion ou d'extension de l'avant-bras. En effet le radius étant toujours placé au-devant du cubitus sur le condyle radial et par conséquent relié à la partie la plus interne de ce condyle, son extrémité distale doit forcément être déplacée par rapport à celle du cubitus pendant les mouvements d'extension ou de flexion de l'avant-bras. Elle s'éloigne de la main pendant l'extension et s'en rapproche dans la flexion. En d'autres termes le radius glisse parallèlement au cubitus et son extrémité distale qui, pendant la flexion, dépassait un peu celle du cubitus se retire, dans l'extension, du côté du coude.

Dans ce mouvement elle entraîne avec elle l'os radial qui lui est solidement attaché et celui-ci, grâce au ligament carpien interosseux, entraîne à son tour le cubital qui glisse sur la tête du cubitus en se dirigeant vers le côté radial. En même temps la cavité articulaire formée par le radial, le cubital et leur ligament interosseux est un peu déplacée et ramenée du côté radial de l'avant-bras. Cette cavité, qui regarde un peu en bas et en arrière quand l'avant-bras et la main sont fléchis, regarde en dehors l'avant-bras étendu. Mais à mesure que la cavité articulaire

est passivement déplacée par le glissement du radius, la main la suit dans ce mouvement parce que le tubercule placé à la base du métacarpien du pouce est très solidement rattaché à l'os radial du carpe par un ligament qui s'insère sur l'angle radial et distal de cet os. Par conséquent l'extension de l'avant-bras entraîne forcément et passivement, sans l'intervention de puissances musculaires, celle de la main, et sa flexion détermine de même celle de la main.

Ces mouvements passifs ont cependant un point de départ dans un mouvement volontaire, l'écartement du bras qui se décolle du corps et se porte en dehors. Ce mouvement entraîne l'extension du coude et par suite tous ceux que nous avons indiqués. Ceux-ci sont d'ailleurs complétés par l'action des muscles, ainsi l'extension de la main est liée à l'action du tenseur antérieur de l'aile ,mais celui-ci ne fait qu'affermir la situation des parties déjà passivement atteinte par elles.

Ces mouvements ont entraîné une transformation très spéciale de la première rangée du carpe. Elle n'est plus formée par une ligne continue d'osselets allant du bord radial au bord cubital de la main, elle n'offre plus une ligne articulaire continue pour la seconde rangée du carpe, mais elle s'est disposée de manière à constituer une cavité articulaire bien développée, dans laquelle jouera le condyle formé par la soudure avec le métacarpe des os de la seconde rangée. Cette cavité, dont il a déjà été parlé ci-dessus, a la forme d'une gorge de poulie, orientée à peu près dans le plan horizontal lorsque l'aile est à son maximum d'extension, et dans laquelle les mouvements de la main s'effectueront exclusivement dans les sens radio-cubital et cubito-radial. La gorge de la poulie sur laquelle se meut la main, présente deux pentes, l'une placée du côté ventral est formée par le radial, l'autre, dorsale, par le cubital. Elle a sa contre-partie sur l'os carpo-métacarpien où l'on voit, figure 103, une surface articulaire oblique dorso-ventralement et qui s'articule avec le radial et une facette dirigée en sens inverse destinée à s'articuler avec le cubital. Dans la figure 103, le cubital a été rejeté en bas de façon à bien montrer la facette cubitale du carpo-métacarpe.

L'os cubital est maintenu en place à la fois par le ligament interosseux qui le rattache au radial, et du côté ventral du carpe par les ligaments puissants qui relient le prolongement très marqué qu'il envoie sur cette face de la main aux autres os du poignet. Ce prolongement forme bien avec la partie dorsale du cubital un V qui embrasse dans son angle le carpo-métacarpe. Mais la branche ventrale du V n'est pas en contact direct avec cet os qui, ainsi, n'est point coincé dans le V cubital et celui-ci ne lui fournit point une double surface articulaire comme on pourrait le penser à première vue. L'extrémité palmaire de l'os cubital

représente sans doute le pisiforme et, comme lui, elle fournit une insertion pour le m. cubital antérieur.

La main des Oiseaux est constituée d'une manière tout à fait particulière et sans exemple dans le reste des Vertébrés. Pour la comprendre il faut remonter à un moment du développement où elle est plus voisine du tyge général, par exemple chez l'embryon de 8 à 9 jours (fig. 104 A). A ce moment la main présente des cartilages carpiens distincts des rayons métacarpo-digitaux bien développés et libres. Les différents auteurs ne s'entendent pas parfaitement sur l'homologie précise et sur la destinée de chacune des pièces du carpe, mais d'une manière générale on peut admettre que la rangée carpienne proximale comprend un radial, un intermédiaire de sort douteux et un cubital. Vient ensuite un central qui paraît fournir le ligament interosseux (Prein). La rangée distale du carpe comprend seulement trois pièces. La première située du côté radial répond au deuxième carpien (voyez développement), elle est déjà confondue avec le métacarpien correspondant dans la fig. 104 A., la seconde représente le troisième, la dernière le quatrième et le cinquième carpiens fusionnés. Les rayons métacarpo-digitaux sont seulement au nombre de trois, accompagnés du côté cubital d'un rayon rudimentaire. Le premier, du côté radial, répond au second rayon par suite de la disparition très précoce d'un rayon plus radial observé dans l'ontogenèse. Le second, de beaucoup le plus développé, représente le troisième rayon et ainsi de suite.

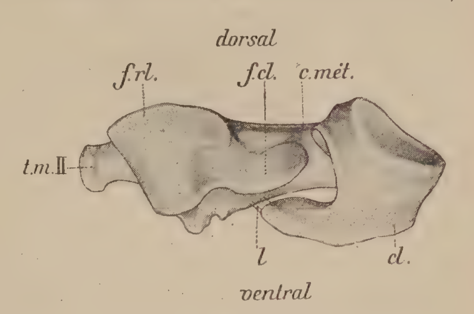


Fig. 103. — *Carpo-métacarpe du Dindon, vu de face, pour montrer son articulation avec le carpe.*
c. mét., carpo-métacarpe; — *cl.*, cubital; — *f. cl.*, facette pour le cubital ; — *f. rl.*, facette pour le radial; — *l.*, ligament; — *t. m.* II, tubercule du deuxième métacarpien.

Les trois carpiens distaux se placent sur une ligne courbe, qui de très bonne heure, rappelle la forme de la poulie carpo-métacarpienne dans l'animal développé; puis ils se fusionnent entre eux, tout en restant encore à l'état cartilagineux, et revêtent sous cet état une disposition de plus en plus voisine de celle de l'adulte (fig. 104 B). Les métacarpiens cartilagineux se développent indépendamment, et sont d'abord séparés les uns des autres dans toute leur longueur, bien que les extrémités distales du troisième et du quatrième soient déjà rapprochées l'une de l'autre dès le neuvième jour de l'incubation. Le deuxième métacarpien reste court. Il se confond bientôt avec son carpien qui

lui-même se fusionne avec ses similaires et ceux-ci avec leurs propres métacarpiens de telle manière que l'ensemble forme un massif continu, la partie proximale du carpo-métacarpe.

Seul le deuxième doigt demeure écarté et garde cette situation pendant toute la vie, formant le pouce ou *appendice.* Ce dernier terme doit être préféré parce qu'il ne prête pas à la confusion que comporte le mot pouce, toujours appliqué chez les autres Vertébrés au premier rayon et non au second comme ici. Le second métacarpien, lorsqu'il est encore à l'état cartilagineux, émet à sa base sur son bord radial, une apophyse saillante (*apophyse externe du métacarpe*, ou tubercule du deuxième métacarpien) qui sert à l'insertion de divers muscles ou ligaments et notamment du tenseur antérieur de l'aile. Le troisième métacarpien est le plus fort ; il est placé dans l'axe de la main, et se continue au-delà de sa soudure distale avec son voisin, par le troisième doigt, également le plus développé. Le quatrième métacarpien est plus long, mais plus grêle que le troisième (fig. 102). Il dépasse un peu ce dernier du côté distal, où leurs deux extrémités se soudent de bonne heure (embryon de Poulet avant l'éclosion) d'une manière absolument parfaite et rendant impossible de discerner ce qui appartient à chacun dans leur partie fusionnée. Le quatrième métacarpien est prolongé par un doigt rudimentaire.

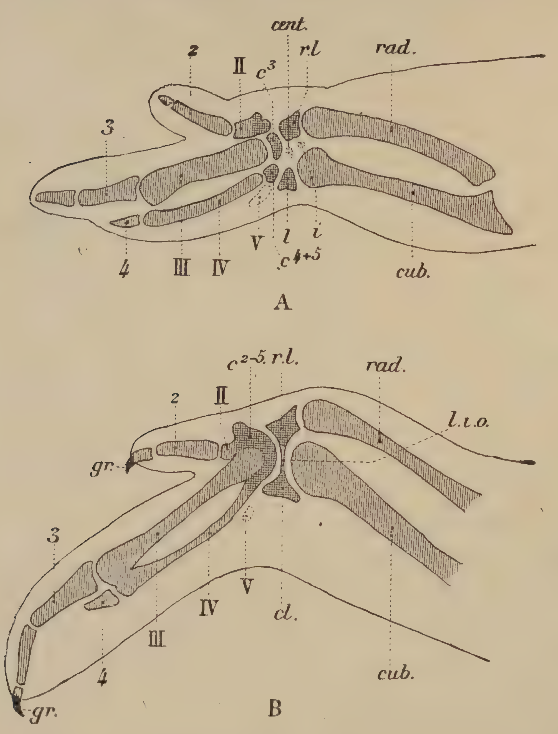


FIG. 104. — *Développement du squelette de la main chez les Oiseaux* (schéma en partie d'après PREIN).

A, embryon de 9 jours ; — B, embryon de 14 jours.

cent., central ; — *cub.*, cubitus ; — *cl.*, cubital ; — *gr.*, griffe ; — *l. i. o.*, ligament interosseux ; — *rad.*, radius ; — *rl.*, radial ; — C^2, c^3, $c^{4}+^{5}$, deuxième à cinquième carpiens ; — 2, 3, 4, deuxième, troisième, quatrième doigts ; — II à V, deuxième à cinquième métacarpiens.

Les doigts de la main sont au nombre de trois. Le premier ou appen-

dice est seul libre et mobile, sans que cette mobilité soit cependant bien considérable. Il est formé d'une phalange basale, bien développée, destinée à quelques rémiges constituant l'*aile bâtarde*, et souvent d'une petite phalange terminale très courte, revêtue d'un étui corné prolongé en griffe. Cette phalange unguéale manque souvent dans les squelettes préparés, soit qu'elle ait été perdue dans les manipulations, ce qui arrive très aisément, soit qu'elle n'ait pu se développer, bien que sa présence soit habituelle dans l'espèce, comme je l'ai constaté sur un embryon avancé de Poulet. Dans cet individu la deuxième phalange existait, mais très petite, et la bande articulaire, qui la reliait à la précédente, très reconnaissable histologiquement, n'avait pas acquis de cavité articulaire, de sorte que la deuxième phalange n'aurait formé chez l'adulte qu'une pointe minime, continue avec la première, et méconnaissable en tant que phalange. La griffe de l'appendice atteint chez le Poulet deux millimètres de longueur environ. Elle paraît manquer, en même temps que la phalange correspondante, à certains Oiseaux bien qu'il ne faille pas conclure à son absence par le seul examen du squelette. L'appendice des Oiseaux n'est point un organe rudimentaire, le rôle de l'aile bâtarde a une certaine importance (AMANS 1910).

Le troisième doigt est le plus développé et se compose de trois phalanges y compris une petite phalange unguéale, rudimentaire, pour laquelle on pourrait répéter ce qui a été dit à propos de celle de l'appendice et qui peut être de même facilement perdue. La phalange basilaire est très forte, aplatie de haut en bas surtout dans sa portion caudale, tandis que son bord cranial, épais et vertical, donne à la coupe transversale de l'os l'aspect d'un fer à T. Cette phalange est très étendue du bord radial au bord cubital, si bien qu'elle peut dépasser la largeur du métacarpien sur qui elle s'appuie (Pigeon). Sa partie mince peut être fenêtrée (*Larus*) et elle offre alors l'aspect du métacarpe tout entier, sauf que ses bords, rappelant le troisième et le quatrième métacarpiens, sont réunis l'un à l'autre à leur milieu par une petite barre osseuse. Ce détail montre mieux qu'une longue description l'importance que prend dans la main cette phalange qui arrive à elle seule à simuler une région beaucoup plus importante et plus compliquée. La seconde phalange continue la première dont elle conserve la forme et les caractères, mais en s'atténuant graduellement vers son extrémité encore assez pointue. La phalange onguéale est relativement plus rudimentaire que celle de l'appendice et manque plus souvent.

Le quatrième doigt est réduit à une seule phalange, rudimentaire, placée sur le bord caudal de la première phalange du troisième doigt, et

qu'il est parfois assez difficile de distinguer de celle-ci à première vue, tant elle lui est étroitement unie, et tant elle paraît se confondre avec elle.

Les articulations entre le métacarpe et les phalanges, et celles des phalanges entre elles, sont les seules que l'on observe dans la main de l'Oiseau, et leurs mouvements sont très réduits. En effet la longueur prépondérante du quatrième métacarpien s'oppose à toute flexion un peu prononcée du troisième doigt, de même que l'accollement du quatrième doigt au bord cubital du précédent interdit à ce dernier presque tout mouvement. Seule la deuxième phalange du troisième doigt est plus mobile sur la première, mais il s'agit encore pour elle de déplacements très limités.

Rémiges. — La forme de la main est très étroitement liée à l'insertion des rémiges primaires, les plus importantes dans le vol, et qui sont au nombre moyen de 11, ne descendant jamais au-dessous de 10. De ces rémiges une ou deux s'insèrent à la deuxième phalange et deux à la première phalange du troisième doigt. La suivante, qui est la quatrième ou la cinquième, selon que la phalange terminale du doigt précédent en porte une ou deux, est en rapport avec la phalange unique du quatrième doigt. Les autres, au nombre de six au moins, quelquefois de sept, appartiennent exclusivement au métacarpe. Toutes ces rémiges s'implantent dans la peau qui recouvre la face dorsale de la main et les premières s'attachent à la face cubitale de la barre transversale du T formé par le bord radial de la phalange. Toutes s'appliquent étroitement contre le périoste de la face dorsale du métacarpe ou des phalanges auquel leur gaine fibreuse est intimement unie. Elles sont ainsi accolées au cadre métacarpo-phalangien sur toute l'étendue de ce dernier, et en réalité chacune d'elles est en rapport avec lui sur une assez grande longueur parce qu'elles sont disposées obliquement par rapport à l'axe de la main. De plus la peau, doublée d'une lame fibreuse formée par les aponévroses dorsale et palmaire, se prolonge sur elles un peu au-delà du bord caudal du cadre osseux, leur formant une enveloppe continue qui joue un rôle considérable dans le soutènement des rémiges et dans les mouvements passifs imprimés à ces dernières par le déplacement des pièces squelettiques. Cette lame reçoit le ligament commun des rémiges qui court à quelque distance du bord caudal de l'avant-bras, reliant entre elles leurs tiges. Arrivé à la main ce ligament se rapproche de plus en plus du cadre osseux sur le bord caudal duquel il se perd, au niveau des phalanges.

Ainsi les rémiges primaires solidement appliquées contre la face dor-

sale du cadre osseux de la main n'ont aucune tendance à s'en écarter, et la pression exercée sur l'air par l'aile battant ne fait qu'appuyer davantage contre le squelette leur extrémité proximale, par suite à assurer davantage leur fermeté. Il en est de même à l'avant-bras, grâce à une disposition un peu différente. Les rémiges secondaires dépendant du zeugopode s'insèrent sur le sommet même de la section transversale

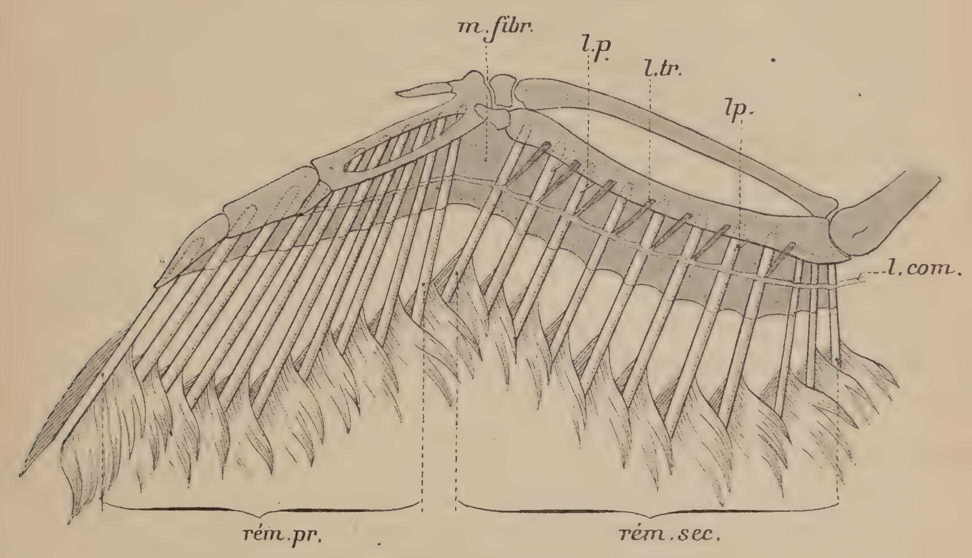


FIG. 105. — *Tourterelle. Rapports des rémiges avec le squelette et avec l'appareil ligamento-fibreux, face ventrale.*

l. p., ligament perpendiculaire; — *l. c.*, ligament commun; — *l. tr.*, ligament triangulaire; — *m. fibr.*, membrane fibreuse ; — *rém. pr.*, rémiges primaires ; — *rém. sec.*, rémiges secondaires.

du cubitus, c'est-à-dire au plus haut point de sa face dorsale et non, comme on pourrait le croire à son bord caudal. De là, elles se portent en arrière, contenues dans la membrane fibreuse formée par l'accollement des aponévroses dorsale et ventrale de l'avant-bras et qui se continue avec celle déjà décrite à la main. A quelque distance du bord caudal du cubitus, court, dans cette membrane, un ligament longitudinal, le *ligament commun des rémiges*, qui se continue au bras dans le tendon du muscle tenseur de la membrane axillaire.

A des intervalles réguliers le ligament commun est traversé par la tige des rémiges antibrachiales qui sont ainsi maintenues équidistantes, et il forme autour de chaque tige un petit collier fibreux à travers lequel celle-ci passe. Chaque rémige reçoit en outre deux ligaments perpendiculaires ou obliques au grand ligament commun. L'un deux, *ligament*

perpendiculaire, s'attache sur la face dorsale du cubitus tout près de son bord caudal, au voisinage même de la rémige. Dans nombre d'espèces cette attache du ligament perpendiculaire est marquée par la présence d'une petite épine osseuse, parfois prise à tort pour l'insertion même de la rémige qui est en réalité placée plus haut, sur le sommet de la section transversale du cubitus. De l'épine osseuse le ligament perpendiculaire descend à peu près parallèlement à la tige de la plume et s'attache à la gaine fibreuse de celle-ci à quelque distance du bord cubital de l'os. Il suspend donc la rémige au bord du cubitus et lui permet d'effectuer des mouvements assez étendus en dehors ou en dedans de ce point de suspension sans que de grands déplacements de l'axe de la plume dans la membrane fibreuse du patagium soient nécessaires, comme ils le seraient si la fixation était faite par le sommet même de la rémige. En effet la plume étant attachée à quelque distance de son extrémité placée sur le cubitus, celle-ci, qui n'est point solidement fixée à ce niveau, peut osciller autour de son point de suspension et c'est ce qui se produit lorsque, au repos et l'aile étant ployée, les rémiges antibrachiales se couchent presque parallèlement au cubitus ou, lorsque, l'aile étant étendue, elles deviennent plus ou moins perpendiculaires à cet os. Ces mouvements des rémiges sont d'ailleurs passifs et résultent des tractions du ligament commun. L'extension de la main à laquelle s'attache le bout distal du ligament commun suffit à redresser les rémiges en tirant sur ce ligament. D'autre part l'effet de cette traction est limité par la résistance de l'extrémité proximale du ligament qui, continué par le tenseur de la membrane axillaire, est maintenu par lui, de sorte que les rémiges ne peuvent se coucher en sens inverse de leur position de repos, comme cela arriverait sans l'intervention du tenseur axillaire.

Les ligaments obliques ou triangulaires sont de petits ligaments formés par l'épanouissement de languettes fibro-élastiques émises, au niveau de chaque penne, par le muscle rotateur des rémiges. Chacun de ces ligaments s'attache au muscle et par lui au cubitus, du côté du coude, et de là se porte sur la plume placée en dehors de lui, du côté de la main, s'insérant sur le collier formé par le grand ligament commun. L'action des ligaments triangulaires est assez compliquée. Dès que cesse l'extension ils interviennent pour coucher les pennes le long du cubitus, ils peuvent en outre leur imprimer des mouvements de rotation sur elles-mêmes ; enfin ils ajoutent leur action à celle du ligament commun, retenu par le tenseur axillaire pour éviter que les rémiges ne soient renversées en dehors du côté de la main.

Le mode de suspension des rémiges secondaires par les ligaments perpendiculaires attachés au bord caudal du cubitus, au-dessous du

point d'appui offert à leur extrémité par le bord dorsal du cubitus, fait que la membrane fibreuse commune tendue entre ces rémiges ne peut être relevée pendant le vol, la pression de l'air ne faisant qu'appliquer plus énergiquement l'extrémité proximale des pennes contre le dos du cubitus. Cela s'observe même sur le cadavre, et si l'on vient à séparer l'attache de toutes les rémiges secondaires à la face dorsale du cubitus en respectant la membrane fibreuse qui relie leurs tiges en arrière, avec ses ligaments, toute pression exercée sur la face inférieure des plumes n'aboutit qu'à remettre en place ces dernières et à les maintenir énergiquement dans cette position. Il y a là quelque chose de comparable à ce qui existe à la main, ou, bien qu'attachées seulement à la face dorsale, les rémiges n'ont aucune tendance à être arrachées pendant le vol.

Les rémiges tertiaires ou axillaires ont une disposition plus simple en rapport avec leur rôle beaucoup moins important. Les plus rapprochées du coude se comportent à peu près comme les antibrachiales, les autres, enfoncées dans la membrane axillaire, se confondent presque avec les plumes de contour.

On a déjà vu que pendant le repos l'orientation de l'aile change un peu par suite d'une légère rotation de l'humérus sur son axe longitudinal, mais à la main les changements sont bien plus considérables à cause de la direction de la surface articulaire du cubitus. Comme cette surface est inclinée d'autant plus fortement du côté ventral que l'on se rapproche davantage du bord cubital, cette inclinaison palmaire se transmet aux os de la première rangée du carpe et par suite à la main lorsque celle-ci, dans sa flexion, se dirige vers le bord cubital de l'avant-bras. Aussi la main est-elle rejetée de plus en plus vers la face palmaire et au lieu de rester à peu près dans le plan du zeugopode, elle passe au-dessous de ce dernier, les rémiges primaires se glissant en dessous des secondaires qui les recouvrent.

Ces détails éclairent la constitution de la main des Oiseaux. La massivité de son squelette, dont toutes les parties sont à peu près soudées entre elles, s'explique par la nature même de la surface portante formée par les plumes. Celles-ci ont toutes les conditions de légèreté, de solidité et d'élasticité réclamées par cette surface, tandis que toutes les fonctions de force sont confiées au squelette. Comme l'a fait remarquer BIANCONI (74 p. 225), il y a une curieuse opposition sous ce rapport entre l'aile des Oiseaux et celle des Chauves-Souris où l'élasticité des rayons de la membrane alaire est due aux phalanges osseuses elles-mêmes, dont le tissu est particulièrement souple et résistant, et il faut conclure qu'entre l'existence des plumes et les particularités de l'aile osseuse des Oiseaux, il y a un rapport étroit et impérieux. Pour cette raison il est

bien probable que l'aile des Oiseaux n'a pas débuté par un patagium graduellement remplacé par des plumes, mais que celles-ci ont formé, dès le commencement, la surface portante du membre. La membrane qui continue le bord caudal de la main et de l'avant-bras ne doit donc pas être considérée comme le reste d'un patagium, mais comme une adaptation nécessaire à la fixation des rémiges et à leurs mouvements d'ensemble.

Le nombre des rayons conservés dans la main achevée est aussi intéressant que leur distribution. En général chez les Sauropsidés rapprochés des Oiseaux (Dinosauriens, Ptérosauriens), le nombre des rayons de la main reste fixé à cinq comme dans les cas typiques. Chez les Crocodiles, il est vrai, dont les affinités avec les Oiseaux sont assez nombreuses, les deux derniers doigts, le quatrième et le cinquième, s'atrophient d'une manière sensible (fig. 49) et GEGENBAUR en avait conclu que les doigts manquant aux Oiseaux répondaient à ces derniers. Mais les constatations embryologiques n'ont pas été favorables à cette manière de voir et il est admis que l'atrophie a porté sur les deux doigts extrêmes. Le principal doigt conservé est celui du milieu, comme c'est le cas là où il reste seul chez les Mammifères, et il a pris une prépondérance telle que les autres lui sont étroitement subordonnés. Le deuxième métacarpien se fusionne avec le troisième dans toute sa longueur, d'ailleurs faible, et si le quatrième reste distinct de ce dernier dans sa partie moyenne, c'est peut-être uniquement pour alléger le cadre qu'ils forment par leur réunion. Enfin le doigt médian seul porte les quatre ou les cinq rémiges principales, et les suivantes semblent bien se rattacher aussi à son métacarpien par le point où elles s'insèrent à la peau. En effet la rémige rapportée à la première phalange du quatrième doigt n'est pas limitée à cette phalange, mais elle vient s'appuyer par sa base sur le bord dorsal du troisième métacarpien comme le font les rémiges suivantes, auxquelles le quatrième métacarpien ne fournit qu'un point d'appui, de sorte que l'insertion de toutes les rémiges métacarpo-phalangiennes se fait exclusivement sur le troisième rayon.

La prépondérance du rayon médian est encore affirmée par ce fait qu'il existe toujours, même chez les Oiseaux ayant la main la plus réduite (*Dromaeus*). Dans ce genre il n'y a pas d'os du carpe distincts, pas de pouce ni de quatrième doigt, mais le troisième métacarpien persiste avec le doigt correspondant muni de deux phalanges seulement, dont la dernière est pourvue d'un ongle, ce qui exclut l'idée de la perte accidentelle de la troisième phalange. Chez *Apteryx* on reconnaît la présence des deuxième et troisième métacarpiens soudés, sans trace du quatrième, tandis que tous les trois sont reconnaissables, chez

Casuarius. Chez *Struthio* les trois métacarpiens habituels sont présents, de même que les principaux os du carpe, mais ils ne sont point soudés entre eux à leurs extrémités, et leur proximum n'est pas confondu avec la rangée distale du carpe, de sorte que la main semble restée à l'état embryonnaire de la fig. 104 B. Mais la régression de la main chez

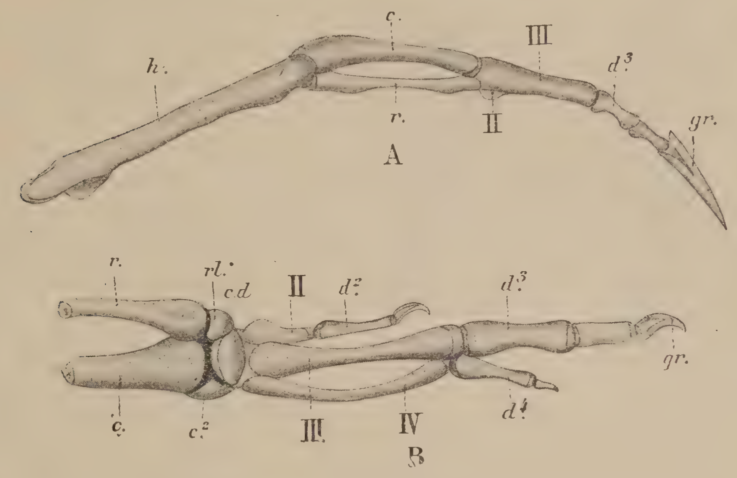


Fig. 106. — *Régression de la main chez les Ratités*, d'après W.-K. Parker.

A, type le plus régressé, *Dromaeus ater*; — B, type le moins régressé, *Struthio camelus*.

c., cubitus ; — c^2, deuxième carpien ; — *c. d.*, carpiens distaux ; — d^2, d^3, d^4, deuxième, troisième, quatrième doigts ; — *h.*, humérus ; — *gr.*, griffe ; — *r.*, radius ; — *rl.*, radial ; — II, III, IV, deuxième, troisième, quatrième métacarpiens.

les autres Ratités n'offre aucune gradation régulière pouvant être suivie chez divers types, et l'absence plus ou moins complète du carpe (ou sa confusion parfaite avec les autres os) constitue une singularité extraordinaire dans l'histoire du basipode. Chez *Archaeopteryx*, il n'y avait aussi que trois métacarpiens, mais en l'absence de données embryologiques on ne peut décider s'ils répondaient à ceux des Oiseaux, c'est-à-dire aux IIe, IIIe et IVe.

L'axe de la main des Oiseaux n'est pas absolument droit, la première phalange du doigt médian ne prolonge point l'axe du métacarpien correspondant; mais est légèrement inclinée en arrière du côté cubital, et il en est de même pour la seconde phalange par rapport à la première, si bien que le bord radial de la main dessine une courbe peu prononcée, convexe en avant du côté radial et concave en arrière. Les différents segments de la main sont donc légèrement fléchis les uns sur les autres du côté cubital vers lequel la dernière phalange semble s'incliner.

Phalanges et griffes. — Cette disposition est encore accentuée lorsque les dernières phalanges portent des griffes fortement recourbées du côté cubital comme cela s'observe par exemple dans l'Autruche.

On peut se demander si cette courbure montre que, chez les Oiseaux, les phalanges sont tournées du côté caudal du membre comme on l'observe dans certaines nageoires (Phoques), et si elles ont leur face dorsale placée sur le côté radial de la main, leur face ventrale sur le côté cubital, comme cela devrait être dans ce cas. Une observation attentive montre qu'il n'en est rien. Les phalanges ne se sont point tordues sur leur axe longitudinal, comme elles auraient dû le faire pour placer radialement leur face dorsale ; elles se sont seulement développées d'une manière très spéciale. Tandis que dans la plupart des cas les phalanges sont à peu près cylindriques, c'est-à-dire se sont développées à peu près régulièrement autour de leur axe longitudinal ; chez les Oiseaux leur bord radial se développe plus fortement dans le sens dorso-ventral, formant la barre transversale du fer à T., signalé plus haut mais leur bord caudal s'étend au contraire exclusivement dans le sens latéral et du côté cubital formant la lame mince qui sert de lit à la tige de la plume. L'axe longitudinal de la phalange est par suite placé plus près de leur bord radial que du caudal, mais cela ne veut pas dire du tout qu'elles se soient tordues sur elles-mêmes comme le prouvent d'ailleurs les insertions des tendons fléchisseurs et extenseurs, lesquelles sont reportées toutes vers le bord radial de la phalange, mais siègent cependant pour chaque groupe musculaire sur la face à laquelle ce groupe appartient initialement, c'est-à-dire celles des extenseurs sur la face dorsale, celle des fléchisseurs sur la face ventrale. Le fait que les tendons des fléchisseurs, toujours attachés à la face ventrale des phalanges, ne sont point fixés sur le bord caudal de la phalange, mais bien sur son bord radial, témoigne aussi indiscutable-

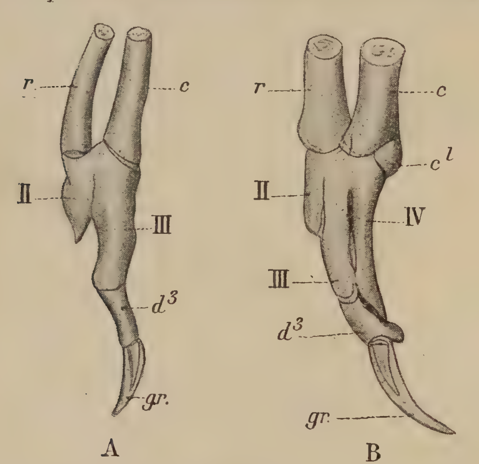


Fig. 107. — *Deux types de régression de la main chez les Ratités*, d'après W. K. Parker.

A, *Apteryx Owenii* ; — B, *Casuarius galeatus*.

c., cubitus ; — c^1, cubital ; — d^3, troisième doigt ; — gr., griffe ; — r., radius ; — II, III, IV, deuxième, troisième, quatrième métacarpiens.

ment que le bord caudal ne répond point à la face ventrale primitive, c'est-à-dire qu'il n'y a pas eu torsion.

L'inclinaison cubitale de l'axe de la main chez les Oiseaux n'indique donc point une torsion des doigts sur leur axe longitudinal, mais une adaptation du squelette à la fonction de rame ou de palette natatoire destinée à agir dans un fluide, et nous la retrouverons partout où un membre est transformé en nageoire ou en aile ; toujours le bord radial de la main sera convexe et l'axe de la main sera incliné du côté cubital (Cétacés, Phoques, Chauve-Souris, etc., etc.). Mais les moyens employés pour obtenir cette forme varieront suivant chaque type.

L'inclinaison cubitale des derniers segments de l'aile influe évidemment sur la direction des griffes que portent les dernières phalanges, et celles-ci, suivant la direction générale de l'accroissement dans ce sens, se tournent aussi le plus souvent du côté cubital, d'une manière assez forte pour faire penser à la rotation de la phalange dans ce sens, qui a été discutée plus haut. Cette disposition est très sensible chez les embryons, mais elle est très passagère et ne s'observe qu'au début de la vie embryonnaire. A ce moment (embryons de Poulet du dixième au treizième jour de l'incubation) les métacarpiens ni les phalanges n'ont encore pris leurs caractères spéciaux, la phalange onguéale ne diffère guère de la précédente, la direction générale de l'accroissement de la main dans le sens cubital la fait pencher de ce côté. Mais bientôt les phalanges onguéales cessent de se développer davantage et constituent de petits organes de dimensions très réduites et qui ne signifient rien en faveur d'une torsion des doigts sur leur axe longitudinal. D'ailleurs les griffes montrent très souvent une orientation exactement inverse de celle qui vient d'être indiquée, et l'on trouve dans les figures des auteurs aussi bien que dans l'observation d'embryons d'une même espèce, nombre de cas où elles sont tournées radialement. Cette déviation surprenante, aussi bien que le manque fréquent de la dernière phalange, prouve que celle-ci et la griffe qu'elle porte sont des organes rudimentaires, sujets comme tous ceux de cette catégorie à une grande variation.

Main et griffes d'Archaeopteryx. — Il est intéressant toutefois de rappeler que les trois doigts d'*Archaeopteryx* étaient pourvus de griffes bien développées, dirigées toutes du côté radial, parce que l'on pourrait se demander si l'orientation dans le même sens, observée dans certains cas, ne serait pas un retour atavique au type de cette espèce. La réponse semble devoir être négative, parce que la direction des griffes alaires d'*Archaeopteryx* trouve une explication naturelle dans le fonctionnement de la main de ces êtres bizarres, aussi bien que leur direction cubitale

dans les Oiseaux en trouve une dans le sens général de l'accroissement de leur main dirigé vers le côté cubital.

D'après la description du squelette de Berlin, faite par Dames, la main d'*Archaeopteryx* était formée d'un carpien unique et de trois métacarpiens indépendants, continués par trois doigts. Dames admet qu'il pourrait exister en dessous du carpien unique un petit os caché par lui, mais en dehors de cet os palmaire, la coaptation parfaite des parties exclut toute possibilité qu'il y en ait eu d'autres dans le carpe, et les figures avec trois osselets, faites d'après l'exemplaire très défectueux du musée de Londres, comme celle donnée récemment dans ses « Wirbeltiere » par O. Jaeckel (fig. 189) ne concordent point avec la description de Dames. D'ailleurs la figure du carpien de l'exemplaire de Londres donnée récemment par Petronievics (1921) vient à l'appui de la description de Dames, bien qu'une suture isole à l'angle infero-externe un petit segment osseux propre, répondaut sans doute au cubital.

Toutes les pièces de la main étaient groupées dans un plan radio-

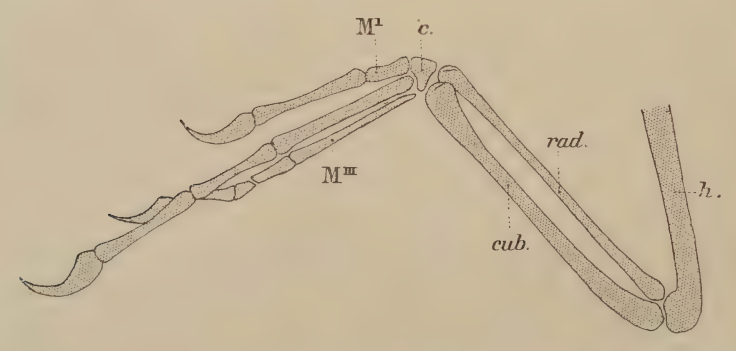


Fig. 108. — *Aile gauche* d'Archaeopteryx (*squelette de Berlin*), d'après Dames.
c., carpe ; — *cub.*, cubitus ; — *h.*, humérus ; — *M*¹, *M*³, premier, troisième métacarpiens ; — *rad.*, radius.

cubital parallèle au plan du zeugopode comme chez les Oiseaux, sauf le dernier doigt qui, à son extrémité, se plaçait en dedans des deux autres du côté palmaire. La main paraît absolument incapable de se fléchir ou de s'étendre perpendiculairement au plan du zeugopode et semble devoir rester toujours parallèle à ce dernier comme chez les Oiseaux. Pouvait-elle effectuer des mouvements d'abduction et d'adduction ? L'angle cubito-métacarpien pouvait-il varier d'ouverture ? Il semble bien que non. La pièce carpienne unique, par sa forme même en triangle à sommet cubital, est peu favorable à des mouvements dans ce sens ; d'autre part les trois métacarpiens indépendants les uns des autres

à leur proximum, ne forment point une surface continue capable de rouler sur le carpien unique, enfin la conservation d'un angle cubito-métacarpien identique aux deux ailes dans l'exemplaire fossilisé, est toute en faveur de l'immobilité de cet angle. En effet cet angle est constamment fermé dans les Oiseaux morts, et si l'on peut le trouver ouvert dans quelques très rares Oiseaux fossiles, sa grandeur est très variable et jamais la même aux deux membres; jamais les ailes ne sont à demi étendues comme c'est le cas pour les deux exemplaires connus d'*Archaeopteryx*. Il y a donc lieu de penser que cet angle était à peu près fixe.



Fig. 109. — Archaeopteryx lithographica, *exemplaire du musée de Berlin* (emprunté à Zittel).
c., carpe ; — *cl.*, clavicule ; — *co.*, coracoïde ; — *h.*, humérus ; — *r.*, radius ; — *sc.*, scapulum ; — *u.*, cubitus.

La disposition des plumes alaires chez l'*Archaeopteryx* est assez bien conservée. Il y avait des rémiges primaires au nombre de six seulement et non de onze comme chez les Carinatés. Ces rémiges semblaient venir s'attacher le long du bord caudal du doigt médian, sauf à la phalange onguéale, bien entendu, mais on ne les voit pas arriver tout à fait jusqu'au doigt, et leur tige était beaucoup plus grêle (Dames) que dans les plumes correspondantes des vrais Oiseaux. Ces deux traits (absence de contact direct avec l'os et gracilité de la tige), joints à ce que les métacarpiens et les phalanges n'ont point du tout la forme aplatie observée chez les Oiseaux, mais sont cylindriques comme dans les mains ordinaires, indiquent peut-être que ces plumes ne s'ap-

puyaient point encore solidement sur les os de la main, mais étaient implantées dans un patagium tendu dans l'ouverture de l'angle compris entre la main et l'avant-bras. Mais tandis que chez les Oiseaux le patagium existant dans cette région se comporte différemment suivant qu'il appartient à la main ou à l'avant-bras (voyez plus haut), le patagium d'*Archaeopteryx* constituait sans doute une seule lame de même structure et de même valeur physiologique dans toute son étendue, et aussi peu mobile que l'angle cubito-métacarpien qu'elle occupait.

Il semble que dans la station sur le sol l'*Archaeopteryx* devait porter d'habitude son aile pendante, à demi déployée avec ses différents segments dans un plan parasagittal, comme le font parfois certains Oiseaux. Mais, à cause de la grande ouverture de l'angle cubito-métacarpien, il est probable que l'extrémité de l'aile touchait terre et que les grands ongles s'appuyaient légèrement sur le sol. C'est sans doute pour cela que le dernier doigt, dans les deux ailes, est fléchi en dedans de la main, du côté palmaire, de manière à pouvoir utiliser sa griffe dans cette position. En effet, les pointes des trois griffes sont alors sur une même ligne ou mieux sur un même plan perpendiculaire à leur direction générale et peuvent, par conséquent, concourir toutes trois efficacement à fournir à l'animal un point d'appui sur le sol. Si cette explication est la vraie, on comprend très bien la direction radiale des griffes qui est nécessaire pour amener leur pointe en contact avec le sol de manière à fournir un point d'appui à l'aile. On se rend compte en même temps de la flexion identique du troisième doigt dans les deux mains, qui serait absolument incompréhensible si on voulait l'attribuer au hasard de la fossilisation.

L'*Archaeopteryx* pouvait ainsi prendre appui sur ses extrémités antérieures, qui au contraire se relevaient à angle droit et formaient parachute lorsque l'animal voulait s'élancer dans l'air, en partant naturellement d'un point élevé.

L'*Archaeopteryx* possédait donc une aile dont les dimensions générales sont les mêmes, par rapport au reste du corps, que chez les Carinatés, et les différents segments de l'aile ont aussi entre eux des proportions comparables à celles qu'ils offrent chez ces derniers, mais la main a des traits spéciaux. Bien que disposée dans un plan coïncidant approximativement avec celui du zeugopode et certainement incapable de mouvements dans un plan autre que ce dernier, elle ne paraît présenter ni mobilité sur l'avant-bras, ni sur le carpien unique. De plus les métacarpiens, indépendants, ne fournissent point un cadre solide pour l'attache des rémiges, de sorte que la main paraît singulièrement ina-

daptée à la fonction du vol, au moins par sa structure, si ses proportions relatives s'y prêtaient cependant. Sous le rapport de sa structure (réduction des éléments carpiens, indépendance des métacarpiens), la main rappelle celle de certains Ratités (Autruche), mais ses dimensions sont tout à fait différentes de celles de cette dernière, et elle ne présente, pas plus que le reste de l'aile, les marques de réduction si frappantes dans le membre antérieur de ces Oiseaux. Pour plus de détails sur la formation et sur les fonctions des griffes de l'aile, je renvoie à mon mémoire de 1915 indiqué à la bibliographie.

Muscles de l'avant-bras et de la main. — L'orientation radio-cubitale exclusive des mouvements de la main et la permanence d'un angle cubito-métacarpien même dans la plus grande extension de la main ont amené dans les muscles des modifications qui surprennent d'abord et ont rendu confuses bien des descriptions. Le groupement ordinaire des muscles n'est pourtant pas changé, mais la fonction de certains d'entre eux devient pour ainsi dire inverse ou mieux est désignée par un terme exactement opposé à celui qui la désignait d'habitude ; il en est résulté quelque obscurité.

Dans la disposition habituelle de la main, c'est-à-dire lorsqu'elle se fléchit et s'étend perpendiculairement au plan même du zeugopode les muscles dorsaux de l'avant-bras sont principalement des extenseurs. Ceux d'entre eux qui s'insèrent distalement vers le bord radial de la main sont en même temps abducteurs, c'est-à-dire écartent la main de l'axe sagittal du corps et certains faisceaux allant vers ce même bord peuvent aussi être supinateurs, tandis que ceux qui vont vers le bord cubital sont adducteurs. A la face ventrale les muscles sont avant tout fléchisseurs, les faisceaux dirigés vers le bord radial s'arrêtent au radius et constituent les pronateurs, ou, lorsque la pronation n'est pas possible fonctionnent comme fléchisseurs de l'avant-bras, tandis que ceux qui sont placés sur le bord cubital sont à la fois fléchisseurs et adducteurs. Mais même les faisceaux médians les plus superficiels qui s'arrêtent au niveau du carpe où ils s'épanouissent dans l'aponévrose palmaire agissent comme fléchisseurs et ont un rôle important.

Chez les Oiseaux au contraire toute flexion et toute extension vraies, c'est-à-dire tous les mouvements perpendiculaires au plan du zeugopode sont impossibles ; tous les groupes musculaires existent cependant, mais le rôle de certains muscles change. A la face dorsale on trouve sur le bord radial des muscles répondant à la fois aux radiaux et au long supinateur ; ils s'insèrent au tubercule du second métacarpien à côté du tenseur antérieur du patagium. Ce sont l'*extensor meta-*

carpi-radialis (long supinateur d'ALIX) et l'*extensor pollicis longus* (long abducteur du pouce ALIX). A la partie moyenne sont l'*extensor digitorum communis* (extenseur du pouce et de la 1re phalange du 2e doigt ALIX) et l'*extensor indicis longus* (extens. de la 2e phalange, du 2e doigt ALIX), dont les tendons, arrivés au poignet, se réfléchissent sur la tête distale du cubitus pour se porter le long du métacarpien médian, jusqu'à la deuxième phalange. Grâce à la réflexion effectuée au niveau du poignet ils tendent à ouvrir le plus possible l'angle cubito-métacarpien sur le sommet duquel ils s'appuient et sont extenseurs dans le sens employé ici. Au bord cubital de la face dorsale de l'avant-bras on trouve un seul muscle, l'*extensor metacarpi ulnaris* (cubital postérieur ALIX) dont le tendon se réfléchit également sur la tête du cubitus et vient s'attacher au bord cubital du métacarpien médian. Près de lui se trouve un muscle qui appartient presque tout entier à la main, le court fléchisseur du métacarpe (ALIX) (*m. metacarpalis dorsalis*) qui s'attache au distum du cubitus pour se fixer au bord caudal du quatrième métacarpien.

Sur la face ventrale on trouve d'abord les ronds pronateurs, *m. pronator sublimis* et *m. pronator profondus*, qui ne peuvent produire aucune pronation, mais fléchissent légèrement l'avant-bras, et, à cause de leur insertion assez distale sur le radius, maintiennent fortement l'avant-bras dans le vol et l'empêchent d'être luxé en haut. Les pronateurs sont, au coude, des tenseurs de l'espèce de voûte formée par les divers segments de l'aile étendus dans le vol. On trouve ensuite à la partie moyenne de la face ventrale une bande fibreuse tendue entre l'épitrochlée d'une part, l'apophyse ventrale du cubital, de l'autre, et qui répond pour ALIX au petit palmaire. Elle est accompagnée du côté cubital par un muscle large le *m. flexor carpi ulnaris* ou cubital antérieur, qui, né de l'entépicondyle et de la tête du cubitus, vient se fixer au bord cubital de l'apophyse palmaire de l'os cubital, puis se continue jusqu'au bord cubital du dernier métacarpien. Ce muscle, comme le précédent, applique fortement la première rangée du carpe contre le zeugopode, et par là maintient l'horizontalité de la main dans l'effort, en empêchant qu'elle ne soit relevée par la pression de l'air. En même temps, à cause de sa situation en arrière de l'axe de la main, il fléchit celle-ci d'une manière assez prononcée. Il est confiné, sur le bord cubital, par le muscle rotateur des rémiges qui le suit, de son insertion à l'entépicondyle jusqu'au pisiforme, et qui donne aux pennes les languettes dont il a été question plus haut. Sous le petit palmaire et le cubital antérieur sont placés le *carré pronateur* d'ALIX et les fléchisseurs. Le premier s'insère au tiers moyen de la face ventrale du cubitus et à la face ventrale du deuxième métacarpien

après s'être réfléchi sur la face correspondante de l'os radial. A côté de lui quoique plus du côté cubital se trouvent deux muscles dont les tendons vont jusque sur le doigt médian. Ce sont le *m. flexor digitorum sublimis* (fléchisseur de la première phalange) et le *m. flexor digitorum profondus* (fléchisseur de la deuxième phalange). Ces muscles qui vont de l'épitrochlée au bord radial du doigt médian, après s'être réfléchis au poignet en passant sous l'apophyse palmaire du cubital, répondent aux fléchisseurs des doigts ordinaires, et le profond perfore le superficiel comme d'habitude.

BIBLIOGRAPHIE

MECKEL (J.-F.).— *Traité d'Anatomie comparée*, trad. franç., t. III (squelette) 1829, t. VI (myologie), 1828-1830.

L'HERMINIER (F.-J.).— *Recherches sur la marche de l'ossification dans le sternum des Oiseaux*. Annales des Sciences Natur., VI, 1836.

MILNE-EDWARDS (A.).— *Recherches anat. et paléont. pour servir à l'histoire des Oiseaux fossiles*, 2 vol. Paris, 1867-72.

— Résumé des recherches sur les Oiseaux fossiles. Ann. Sc. nat. 5e série, t. XVI, 1872,

ALIX (E.).— *Essai sur l'appareil locomoteur des Oiseaux*. Thèse Sc. Paris, 1874.

BREHM (A.-E.). — *Les Oiseaux*, trad. franç. par Gerbe, 2 vol.

DAMES (W.).— *Ueber Archaeopteryx*. Palaeontologische Abhandlungen. Zweiter Band, Heft 3, 1884.

LINDSAY (?.). — *On the avian sternum*. Proc. Zool. Soc., 1885.

AMANS (P.-C.).— *Comparaisons des organes du vol dans la série animale*. Thèse Fac. Sc. Paris, 1885.

PARKER (W.-K.).— *On the Struct. and Development of the Wing in the Common Fowl*. Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London, vol. 179, 1888.

FÜRBRINGER (M.).— *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel* etc., Amsterdam, I et II, 1888.

EVANS (A.-H.). — *Birds*. Cambridge Natural History, vol. IX, 1889.

TSCHAN (A.).— *Recherches sur l'extrémité antérieure des Oiseaux et des Reptiles*. Thèse sciences, Genève, 1889.

MAREY (E.). — *Le vol des Oiseaux*, Paris, 1889.

GADOW (H.). — *Vögel* in Bronn's Klassen und Ordnungen d. Thier-Reichs, Leipzig, 1891.

ZEHNTER (L.). — *Beiträge zur Entwicklung von Cypselus melba, nebst biologischen und osteologischen Details*. Arch. f. Naturgesch, 1890.

ZITTEL (C.). — *Traité de Paléontologie*, t. III, 1893.

— Grandzüge der Paleontologie. 2 Bd. Neu bearbeitet von Broili, Koken, Schlosser. 1911.

NORSA (E.). — *Recherches sur la morphologie des membres antérieurs des Oiseaux*. Archiv. italiennes de Biologie, t. 22, 1895.

AMANS (P. C.) *Etude de l'aile bâtarde*. Bullet. Acad. Sc. et Let. de Montpellier 1910.

SIEGLBAUER (F.). — *Zur Entwick. d. Vögel Extremität*. Zeitschrift für wissensch. Zool. Band 97, 1911 (Habilitationschrift).

Rosenberg (F.-T.).— *Beiträge zur Entwick, und Biol. der Colymbidae.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 97, 1911.

Zur Strassen (O.). — *Brehms Tierleben*, Vierte Auflage. Vögel, 1911.

Anthony (R.) et Gain (L.).— *Sur le développement du squelette de l'aile.* Compt. rend. Acad. des Sc., 9 décembre 1912.

— *Sur le développement du squelette de l'extrémité postérieure chez le Pingouin.* Compt. rend. Acad. des Sc. 10 février 1913.

Juillet (Ar.). — *Recherches sur le poumon des Oiseaux......* Th. Sciences, Paris, 1912.

Lebedinsky (N.-G.).— *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vögelbeckens* Ienaische Zeitsch. f. Naturwiss. Bd. 50, 1913.

Vialleton (L.). — *Développement et fonctions des griffes de l'aile chez les Oiseaux. Leur rôle probable chez l'Archaeopteryx.* Ann. du Mus. Hist. Nat. de Marseille, t. XV, 1915-1916.

Prein (F.).— *Dic Entwick. d. vorderen Extremität. beim Haushun.* Anat. Hefte. Bd. 51, 1914.

Beebe, and Gregory. — Annals Academ. of New-York, vol. XXVI, 1915 (Discussion sur l'origine des Oiseaux).

Knopfli (W.). — *Beitr. zur Morphologie und Entw. des Brustchulterskelett bei den Vögeln* Ienaische Zeitsch. f. Naturw. Bd. 55, 1919.

Petronievics (B.) *Ueber das Becken........ der Londoner Archaeopteryx.* Genève Georg et Cie. 1921.

CHAPITRE V

MEMBRES ET CEINTURES DES MAMMIFÈRES

Les Mammifères constituent un groupe remarquablement homogène et d'autant mieux limité que certains caractères des Monotrèmes, considérés comme indiquant une transition vers les Reptiles, peuvent être envisagés d'une tout autre manière.

Je fais allusion ici à la ceinture scapulaire de ces animaux regardée par CUVIER lui-même comme voisine de celle des Sauriens. Or, en tenant compte des rapports des ceintures avec le cœlome, comme nous l'avons fait, et de la constitution du zono-thorax des Sauropsidés, il est facile de voir que la ceinture pectorale des Monotrèmes ne présente qu'une ressemblance apparente avec celle des Sauriens, et que leur thorax, comme leur bassin sont rigoureusement construits d'après le type mammalien. Loin d'être une forme intermédiaire, cette ceinture ne représente qu'une anomalie, au sens où l'entendait DE BLAINVILLE, c'est-à-dire un cas hors série. Cette prétendue ressemblance reptilienne enlevée, les Monotrèmes participent de tous les caractères essentiels des Mammifères jusques et y compris la présence d'un sinus urogénital en rapport étroit avec le plancher pelvien, fait qui se présente pour la première fois chez les Mammifères.

Ces caractères mammaliens sont : la présence de poils et de glandes du lait (nous ne disons pas mammaires qui fait allusion à une forme particulière de l'appareil galactophore et de l'embouchure de la glande sur la peau) ; celle de globules rouges sans noyau ; un thorax entièrement limité par les côtes et fermé en arrière par un diaphragme musculaire permettant d'obtenir le vide pleural ; un bassin à ilion dirigé d'avant en arrière à partir de son articulation vertébrale, avec plancher pelvien situé, pour sa plus grande partie, en arrière de la cavité cœlomique ; muscles ventraux de l'abdomen s'attachant exclusivement au bord antérieur du bassin, c'est-à-dire au pubis et à une arcade crurale ilio-pubienne et non pubo-sciatique comme chez les Sauriens ; ceinture scapulaire ne contribuant jamais à former aucune partie du thorax et réduite à sa partie dorsale ou scapulaire, les parties ventrales manquant tout à fait ou ne réapparaissant que par néoformation, lorsque le besoin

s'en fait sentir par suite de la transposition, en avant du thorax, des membres antérieurs pourvus en même temps d'une orientation nouvelle ; mode spécial d'ossification par une série de centres distincts ne tardant pas à se souder entre eux et arrêtant par là toute croissance ultérieure de l'os ; température fixe en dehors des cas d'hibernation ou analogues ; élimination d'urée ; dents à plusieurs racines et à couronne compliquée.

Ces caractères suffisent pour justifier l'union de tous les Mammifères en un groupe que l'on peut opposer très légitimement à celui des Sauropsidés. Comme ceux-ci les Mammifères comportent des adaptations à des genres de vue extrêmement variés et comprennent des êtres marcheurs, grimpeurs, pisciformes, voiliers, mais chacune de ces adaptations se fait en empruntant tous les matériaux de sa structure au type mammifère, et sans rien demander aux autre groupes des Tétrapodes. Ainsi l'adaptation au vol se fera, et pourra atteindre chez certains Chiroptères un haut degré de perfectionnement, sans imiter rien de la structure des Oiseaux ; et en dehors des conditions mécaniques générales qui s'imposent à tous les voiliers, telles que insertion des ailes près du bord dorsal, au-dessus du centre de gravité, abaissement de ce dernier, brièveté du tronc ramassé en un ovoïde à gros bout antérieur (AMANS) (1888 et 1913), il n'y aura rien de commun entre les Oiseaux et les Chiroptères.

A cause même de l'uniformité de structure de tous ces animaux, nous pourrons donner aisément dans une description d'ensemble les caractères principaux de leurs ceintures et de leurs membres. Nous étudierons ensuite à part quelques ordres pour montrer comment chacun d'eux est une combinaison organique spéciale caractérisée non seulement par la forme particulière des membres et de leurs ceintures, mais par les corrélations de divers appareils de la nutrition qui accompagnent ces changements des organes locomoteurs.

I. — CEINTURE PELVIENNE

La caractéristique essentielle de cette ceinture, c'est que dans sa moitié ventrale les muscles abdominaux s'attachent à son bord cranial ou pubien au niveau duquel s'arrête en même temps le cœlome qui ne s'étend jamais sur son plancher, et ne pénètre dans la cavité pelvienne que sous la forme de quelques culs-de-sac interviscéraux n'atteignant jamais l'orifice postérieur du bassin.

Sacrum. — L'attache du bassin à la colonne vertébrale s'effectue au niveau de vertèbres sacrées, bien distinctes des autres, et soudées

entre elles de manière à former une pièce spéciale le *sacrum*. Le sacrum ne manque que là où manque aussi le bassin, ou du moins là où il ne s'unit que faiblement (Siréniens) ou pas du tout (Cétacés) à la colonne vertébrale. Partout ailleurs, le sacrum, fût-il formé d'une seule vertèbre comme chez *Pterogale*, mérite son nom à cause de la forme particulière de cette vertèbre due au grand développement des apophyses costales. D'ailleurs, en dehors de ce cas, le sacrum est toujours formé de plusieurs vertèbres soudées entre elles.

La première vertèbre sacrée, qui s'unit constamment à l'ilion, porte de larges apophyses costales pour s'articuler avec lui ; les vertèbres suivantes qui prennent une part moins grande, ou même qui ne participent pas du tout à l'articulation iliaque, vont en diminuant de largeur d'avant en arrière. L'articulation sacro-iliaque se fait par une, par deux ou par trois vertèbres (Homme), mais elle ne s'étend jamais sur tout le sacrum dont les dernières vertèbres, bien que soudées aux précédentes, n'y participent point. La soudure de ces vertèbres ne répond donc pas à la nécessité de renforcer l'articulation sacro-iliaque, mais à celle de donner plus d'étendue et de résistance au sacrum en tant que lieu d'insertion de ligaments ou d'aponévroses extrêmement développés et qui jouent un grand rôle dans la mécanique des Mammifères (aponévrose sacro-lombaire, ligaments sacro-iliaques et sacro-sciatiques). Chez les Sauropsidés la colonne formée par les centres des vertèbres sacrées continue régulièrement celle qui les précède et l'on passe graduellement du corps des lombaires à celui des sacrées qui garde la même forme. Chez les Mammifères il n'en est plus de même et le sacrum se distingue soit par un changement de direction (angle sacro-vertébral) (voy. fig. 117), soit par un changement de forme des corps vertébraux à son niveau. Le changement de direction peut être à peine perceptible, mais il existe toujours, et lors même qu'il n'existe pas à proprement parler d'angle sacro-vertébral bien net, la courbe formée par la colonne sacrée n'est jamais la continuation de celle de la colonne dorso-lombaire. Chez l'Homme, où l'angle sacro-vertébral atteint son maximum, la partie initiale du sacrum fait avec la colonne lombaire un angle de 45° au moins, puis l'axe du sacrum se courbe en bas et en avant de manière à former une concavité bien marquée. Le changement de forme du corps des vertèbres sacrées consiste en un aplatissement dorso-ventral plus ou moins marqué à la suite duquel leur corps n'est point saillant comme dans les colonnes lombaire ou caudale, mais forme avec celui des autres sacrées une lame unie.

Chez les Édentés le sacrum s'allonge davantage parce que quelques-unes des premières vertèbres caudales offrent des apophyses latérales

fort développées qui vont se souder à l'ischion. En même temps certaines parties du ligament sacro-sciatique s'ossifient et s'unissent avec ces vertèbres post-sacrées dont l'immobilité entraîne la soudure avec les précédentes, il se forme ainsi une cavité pelvienne très vaste. On appelle pseudo-sacrées les vertèbres qui sont ajoutées au sacrum par leur double fusion avec l'ischion d'une part, avec les vraies sacrées de l'autre, et qui forment avec le vrai sacrum un tout continu.

La ceinture proprement dite est formée de trois os, ilion, pubis et ischion séparés chez les jeunes par des sutures disposées en rayonnant à partir du centre de la cavité cotyloïde, mais qui ne tardent pas à se fusionner en une masse unique, l'os innominé.

Partie dorsale du bassin. — Cette partie comprend tout ce qui est en-dessus de l'acétabulum, c'est-à-dire l'ilion. Nous y rattacherons l'acétabulum lui même, qui doit être envisagé comme un tout et ne peut être décrit avec chacun des os contribuant à le former.

Ilion. — L'ilion est dirigé d'avant en arrière et l'acétabulum est toujours placé caudalement à l'articulation sacro-iliaque. Il en est ainsi même chez les animaux où l'ilion paraît transversal (Éléphant, Homme), car le centre de l'acétabulum est toujours en arrière du bord postérieur de l'articulation sacro-iliaque même si, comme chez l'Homme, le bord cranial de l'acétabulum dépasse un peu le bord inférieur de cette articulation.

Dans les cas simples l'ilion présente la forme d'une lame aplatie latéralement, avec un bord dorsal et un bord ventral. Cette lame se rattache à l'acétabulum par un col plus ou moins marqué. A son extrémité vertébrale elle s'élargit quelque peu et ses bords dorsal et ventral sont réunis l'un à l'autre par une courbe saillante la *crête iliaque.* Sur la face externe de l'os, près de son bord ventral et parallèlement à lui, se trouve une ligne plus ou moins saillante, la *crête latérale* de Leche qui se termine en avant du cotyle par une épine plus ou moins saillante, l'*épine iliaque antérieure et inférieure*, destinée à l'insertion du muscle droit antérieur de la cuisse. La présence de cette crête permet de distinguer à l'ilion trois faces et trois bords : une face interne ou sacrée pour l'articulation sacro-iliaque, une face externe ou glutéale pour les muscles fessiers, une face antérieure ou ventrale appelée iliaque parce qu'elle sert à l'insertion du muscle de ce nom. Le bord ventral de l'ilion s'appelle bord pubien parce qu'il se continue avec le pubis ; pour une raison analogue le bord dorsal devient le bord sciatique, enfin le bord constitué par la crête latérale, forme le bord acétabulaire. Leche a fait remarquer qu'à partir de la forme initiale prismatique (dans laquelle

d'ailleurs le faible développement de la crête latérale laisse parfois difficilement distinguer la face iliaque de la glutéale qui passent l'une à l'autre), le développement de l'ilion se fait suivant deux directions principales : tantôt la crête latérale reste faible et l'ilion est représenté par un prisme aplati latéralement, ou même par une lame verticale comme dans les types primitifs; tantôt au contraire le développement de la crête latérale est prépondérant et l'ilion forme une lame aplatie dorso-ventralement, ce qui élargit considérablement le dos de l'animal et par suite le toit de la cavité abdominale. Ces deux types n'ont du reste

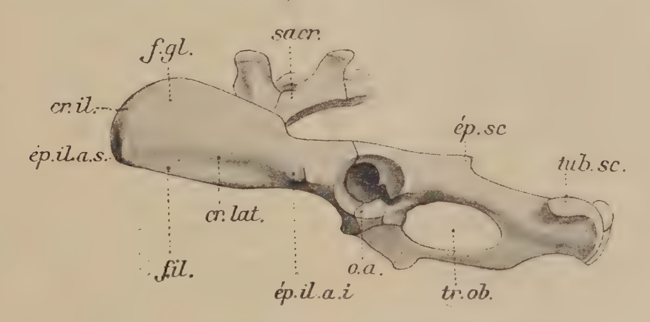


Fig. 110. — *Bassin de Lapin jeune, face latérale gauche.*

cr. il., crête iliaque; — *cr. lat.*, crête latérale; — *ép. il. a. i.*, épine iliaque antérieure et inférieure; — *ép. il. a. s.*, épine iliaque antérieure et supérieure; — *ép. sc.*, épine sciatique; — *f. gl.*, face glutéale ; — *f. il.*, face iliaque ; — *o. a.*, os acétabulaire; — *tr. ob.*, trou obturateur; — *tub. sc.*, tubérosité sciatique ; — *sacr.*, sacrum.

aucune valeur systématique et se retrouvent l'un et l'autre dans des espèces du même ordre. C'est que chacun d'eux répond avant tout à la forme et aux allures de l'animal, qui n'ont pas toujours une valeur systématique décisive comme on le verra plus loin.

Le schéma de développement de l'ilion proposé par Leche est exact, mais il est insuffisant pour donner une idée complète des diverses formes de cet os. En effet, le développement de la crête latérale ne se fait pas toujours seulement dans les directions indiquées ci-dessus et il importe de préciser le sens dans lequel il se produit. Pour cela il faut distinguer dans l'ilion deux axes dont les directions divergent beaucoup suivant les cas : 1° *l'axe ilio-sacré* donné par une ligne allant du centre de l'acétabulum au centre de l'articulation sacro-iliaque ; 2° *l'axe iliaque* mené par le même point et par le centre de la crête iliaque.

Dans les ilions du type primitif, c'est-à-dire de forme aplatie latéralement, l'axe ilio-sacré est dirigé d'arrière en avant, de bas en haut et de dehors en dedans, lorsque le bassin est large. S'il est étroit cette direction arrive à être presque parallèle à celle de la colonne vertébrale.

L'acétabulum est toujours en arrière de l'articulation ilio-sacrée et séparé de celle-ci par une longueur assez grande, parfois même égale à la moitié de la longueur de l'os. La face iliaque est peu développée et se continue plus ou moins avec la face glutéale suivant que la crête latérale est plus ou moins marquée. Les deux faces glutéale et sacrée sont prépondérantes et la crête iliaque, étendue entre le bord sciatique et le bord pubien de l'os, est principalement dirigée de haut en bas ou contenue dans un plan parasagittal, bien que son extrémité ventrale soit située un peu plus latéralement que la dorsale. L'axe ilio-sacré et l'axe iliaque sont tous deux dirigés d'arrière en avant et divergent fort peu ; ils sont dans un plan très voisin du parasagittal. Cette forme se rencontre dans des animaux à dos étroit, et à cavité abdominale rétrécie en arrière (Carnivores, Rongeurs, Insectivores, etc.).

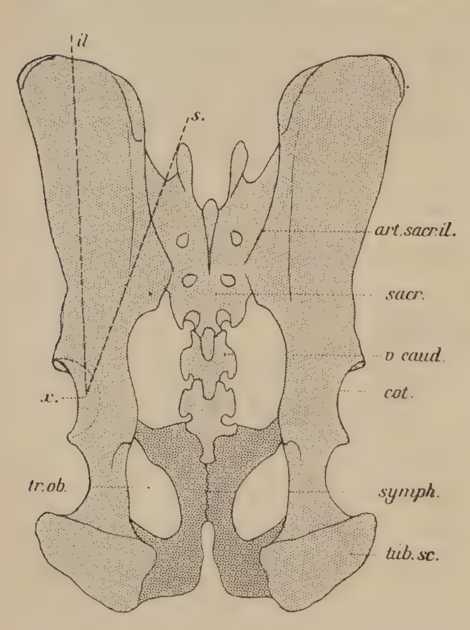


Fig. 111. — *Bassin de Magot* (Inuus ecaudatus) *face dorsale.*

art. sacr. il., articulation sacro-iliaque ; — *cot.*, cavité cotyloïde ; — *sacr.*, sacrum ; — *symph.*, symphyse ; — *tr. ob.*, trou obturateur ; — *tub. sc.*, tubérosité sciatique ; — *v. caud.*, vertèbre caudale ; — *x. il.*, axe iliaque ; — *x. s.*, axe ilio-sacré.

Dans d'autres cas, la forme générale restant la même, la crête latérale se développe fortement dans son extrémité craniale seulement, formant une forte saillie latérale qui porte beaucoup en dehors le bord du bassin. En même temps, comme l'acétabulum est plus écarté de la colonne que dans le cas précédent, l'ilion, pour rejoindre le sacrum, est obligé de développer du côté médial une saillie qui forme avec la saillie externe comme la branche transversale d'un T dont la branche verticale est donnée par le col de l'ilion. Là aussi les axes ilio-sacré et iliaque divergent fort peu l'un de l'autre, la grande longueur du col de l'ilion effaçant en quelque sorte la divergence qui pourrait résulter de l'allongement de la crête iliaque dans le sens latéral. Ce type que l'on rencontre chez certains Ongulés (Cheval, Bœuf), s'allie à un élargissement notable du dos et de la partie postérieure de la cavité abdominale, qui est beaucoup moins effilée que dans le cas précédent.

Un autre type se rencontre chez les Singes qui tous (Anthropomorphes compris) ont l'acétabulum tout entier en arrière de l'articulation ilio-sacrée. Chez ces animaux, la crête latérale se développe dans toute sa longueur, depuis l'extrémité vertébrale de l'ilion jusqu'au-dessus de l'acétabulum, bien que plus fortement dans sa partie supérieure ou vertébrale, de manière à laisser toujours à l'ilion un col bien net. Par suite de ce développement, la face iliaque, peu marquée jusqu'ici, s'étend fortement et l'ilion s'élargit beaucoup au-dessus de l'acétabulum de manière à prendre un peu, dans les cas extrêmes, l'aspect de celui de l'Homme. Mais l'élargissement de l'ilion se fait exclusivement dans le sens latéral et l'os ne se replie point du côté ventral comme chez l'Homme, de sorte que la face iliaque reste plate et toute entière dirigée de dedans en dehors. La face glutéale est comme chez tous les animaux des types précédents plus ou moins concave. Les axes ilio-sacré et iliaque sont chez les Singes inférieurs disposés exactement comme dans le premier type ; ils divergent fort peu l'un de l'autre et sont contenus à peu près dans un plan parasagittal. Chez les Anthropoïdes à cause du grand développement latéral de l'ilion, ces axes divergent davantage, mais ils sont situés alors tous les deux dans un plan frontal, le bassin est aplati dans la région dorsale, le dos est large, le toit de la cavité abdominale aussi.

Chez l'Homme le développement de l'ilion est assez différent. D'abord l'axe ilio-sacré est beaucoup moins oblique que dans les types précédents ; il devient presque perpendiculaire à la colonne vertébrale ou fait avec celle-ci un angle assez grand pour que le bord cranial de l'acétabulum, qui dans la station debout porte le tronc, soit situé en dessus du bord inférieur de l'articulation sacro-iliaque. En même temps la crête latérale se développe dans un sens différent de celui qu'elle avait suivi ailleurs. Au lieu de rester dans un plan frontal passant à peu près par la colonne vertébrale, elle se recourbe du côté ventral de manière que la lame de l'ilion forme comme une large ceinture sur les côtés du tronc qu'elle entoure sur un peu plus de sa moitié, arrivant par son extrémité saillante, l'épine antérieure et supérieure, à peu près au niveau du plan frontal tangent à la paroi ventrale.

Conséquemment la face iliaque devient concave en dedans, tandis que la face glutéale offre une convexité générale en dehors, à peine dissimulée par un léger creusement de chacune de ses parties antérieure ou ventrale et postérieure ou dorsale. Suivant cette distribution nouvelle des faces glutéale et iliaque, la crête iliaque, vue d'en haut, présente la forme d'une S ou une double concavité : l'une très faible, tournée en dehors, répond à la partie de l'os comprise entre la face antérieure des

ailes du sacrum et le bord dorsal ou sciatique de l'ilion, c'est-à-dire à sa partie vertébrale ; l'autre, beaucoup plus développée, tournée en



Fig. 112. — *Squelette d'Homme, profil droit, le bras droit enlevé.*

L'épine de l'omoplate est presque horizontale, l'axe longitudinal du fémur passe par le milieu du contour latéral du bassin.



Fig. 113. — *Squelette de Gorille, monté en Homme, profil droit, le bras droit enlevé.*

L'épine de l'omoplate est oblique, l'axe longitudinal du fémur est entièrement du côté dorsal du contour du bassin.

dedans, répond à toute la face iliaque, c'est la concavité iliaque du grand bassin, partie propre à l'Homme et qui est formée par le développement spécial de l'ilion dans le sens ventral que nous avons indiqué plus haut. La différence est telle entre les deux cas, que l'épine iliaque antérieure

et supérieure dépasse à peine le plan frontal mené par la face antérieure de la colonne vertébrale de l'Orang, et atteint tout au plus l'éminence pectinée du pubis chez le Gorille (fig. 113), alors que chez l'Homme elle arrive au niveau (si même elle ne le dépasse) du plan frontal mené par la symphyse pubienne (fig, 112). Les axes ilio-sacré et iliaque au lieu de former un angle très aigu comme précédemment forment un angle presque droit : l'axe iliaque est dirigé d'arrière en avant comme dans les types précédents, mais il devient divergent par rapport à la colonne vertébrale au lieu de converger vers elle comme dans les types primitifs.

La lame iliaque forme comme une muraille qui entoure une partie du tronc, en avant ou au-dessus de l'articulation ilio-sacrée, disposition en rapport avec la formation de ce l'on a appelé le grand bassin. Ce dernier est une portion du tronc, en partie limitée par la lame iliaque, et qui se laisse distinguer chez certains animaux. Dans les types à ilion très allongé et très obliquement appuyé sur la colonne il n'y a point à proprement parler de grand bassin ; le contour de la cavité du tronc, en arrière, est formé par l'orifice ovalaire ou quadrilatère allongé, compris entre les ilions et les pubis de chaque côté, et qui répond à l'orifice pelvien antérieur ou détroit supérieur de l'Homme, mais à cause même de son obliquité sur la colonne cet orifice ne forme point dans le tronc un étranglement transversal comparable à celui qui se rencontre chez l'Homme et qui a reçu le nom de détroit. Lorsque l'ilion se développe largement au-dessus du détroit supérieur comme il le fait chez l'Homme, il forme une partie des parois latérales du tronc, et la crête iliaque, qui est le bord supérieur du grand bassin, suit, par sa courbure, le pourtour du tronc lui-même. Comme elle se prolonge fortement du côté ventral, la lame iliaque, courbe elle-même, forme comme la muraille latérale du grand bassin qui devient un compartiment particulier du tronc, bien que sans limite séparative d'avec ce dernier. Dans ce compartiment se loge une grande partie de la masse intestinale, de sorte que la totalité des viscères abdominaux est ainsi répartie en deux régions : le grand bassin en bas, la portion inférieure de la cage thoracique en haut. Entre les deux se trouve, chez l'Homme, un léger rétrécissement la *taille*. Chez les Anthropomorphes, où la crête iliaque ne s'avance pas autant du côté ventral, le grand bassin ne se sépare pas aussi nettement du reste du tronc et la masse viscérale forme un tout continu, sans étranglement, s'étendant du thorax au pubis et limité sur les côtés par une arcade crurale beaucoup plus longue et s'attachant beaucoup plus du côté dorsal que chez l'Homme. C'est pourquoi l'abdomen d'un Anthropoïde ressemble beaucoup plus à celui d'une Grenouille qu'à celui d'un Homme.

Chez l'Éléphant, dont l'ilion a été maintes fois rapproché de celui de l'Homme à cause du grand développement de la lame iliaque, la disposition est bien différente et la ressemblance tient uniquement à l'élargissement de cette lame et au grand développement de sa crête. L'axe ilio-sacré est perpendiculaire à la colonne vertébrale, l'axe iliaque fait avec lui un angle plus ouvert que dans le premier type, mais beaucoup moindre que chez l'Homme. De plus au lieu de se diriger cranialement comme chez ce dernier, il se porte surtout en dehors, si bien que la lame iliaque est, dans son ensemble, perpendiculaire à la colonne, et, loin de dessiner une muraille autour du tronc, forme plutôt comme la paroi caudale de ce dernier. La crête iliaque qui ressemble un peu par sa courbure à celle de l'Homme n'est point située cranialement à l'orifice antérieur du bassin, mais elle est à peu près dans le même plan que celui-ci. En un mot la lame iliaque de l'Éléphant au lieu de former les parois latérales du grand bassin comme chez l'Homme en constitue le fond (fig. 122). L'apparence voisine des deux ilions résulte d'une convergence, due elle-même à la nécessité dans les deux cas de la différenciation d'un grand bassin. Mais tandis que cette différenciation résulte chez l'Homme de la station debout, chez l'Éléphant et les formes qui s'en rapprochent sous ce rapport, elle est liée à la fois à l'agrandissement de la cavité abdominale nécessaire à des herbivores de grande taille et à la verticalité du membre postérieur.

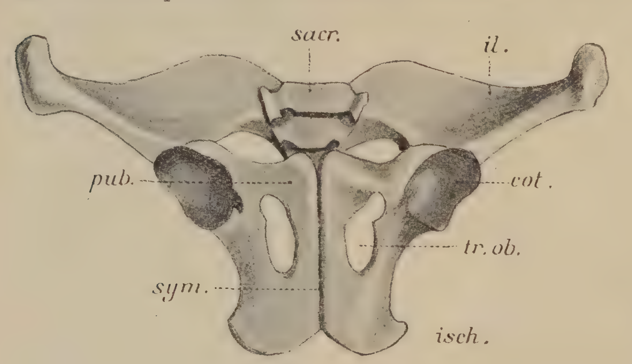


Fig. 114. — *Bassin d'Éléphant, vu par la face ventrale*, d'après Cuvier.

cot., cavité cotyloïde ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion; — *pub.*, pubis ; — *sacr.*, sacrum ; — *sym.*, symphyse ; — *tr. ob.*, trou obturateur.

Ces exemples montrent l'importance excessive de la forme générale sur le développement des parties et il est clair que la largeur des ilions, la direction de leurs axes sont en rapport avec les proportions relatives qui donnent la forme si précocement réalisée partout.

Acétabulum ou cotyle. — L'acétabulum dans le bassin des Mammifères est situé comme d'habitude au point de rencontre des trois os. Il a la forme d'une cavité hémisphérique, à la constitution de laquelle les trois os participent, d'une manière variable suivant les types, à cause du

développement inégal d'une quatrième pièce osseuse, l'*os cotyloïdien* ou *acétabulaire* qui entre aussi pour une part dans la formation du cotyle. L'os cotyloïdien est un petit noyau osseux particulier, étendu entre le centre du cotyle et son bord ventral, et s'interposant ainsi entre

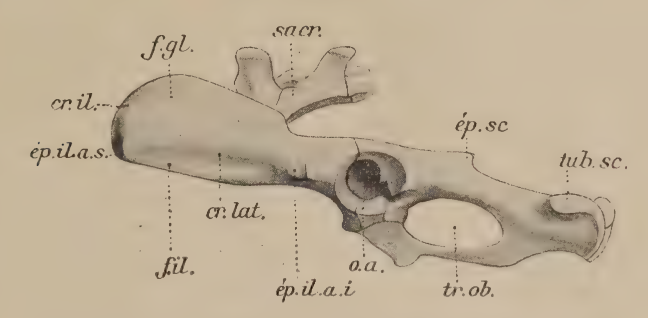


Fig. 115. — *Bassin de Lapin jeune, face latérale gauche.*

cr. il., crête iliaque ;— *cr. lat.*, crête latérale ;—*ép. il. a. i.*, épine iliaque antérieure et inférieure ; —*ép. il. a. s.*, épine-iliaque antérieure et supérieure ; — *ép. sc.*, épine sciatique ; — *f. gl.*, face glutéale ; — *f. il.*, face iliaque ; — *o. a.*, os acétabulaire ; — *tr. ob.*, trou obturateur ; — *tub. sc.*, tubérosité sciatique ; — *sacr.*, sacrum.

la cavité articulaire et le pubis. Chez la Taupe même il est assez développé pour séparer entièrement l'ilion de l'ischion (Leche). Il se rencontre chez la plupart des Mammifères et ne paraît manquer que chez les Monotrèmes, les Prosimiens et les Chiroptères. Cet os ne tarde pas à se souder à l'un quelconque des trois os du bassin et disparaît comme individualité anatomique. Si sa fusion se fait avec le pubis, ce dernier est ainsi admis à participer à la formation du cotyle, mais c'est le cas le plus rare. D'ailleurs la fusion de l'os acétabulaire avec l'un ou l'autre des trois os peut s'observer dans un même groupe, ainsi chez les Primates il se soude avec le pubis chez l'Homme, avec l'ilion chez le Cynocéphale, avec l'ischion chez le Macaque (Leche), ce qui exclut l'hypothèse tendant à le considérer comme l'épiphyse d'un des os du bassin et doit le faire comparer à une pièce indépendante, comme le cartilage pubien des Crocodiles (voyez p. 103).

Toutefois le mode d'ossification du pubis des Monotrèmes observé par Howes a suggéré à ce dernier une autre hypothèse. Le pubis osseux se développe dans le pubis cartilagineux par deux os parallèles, situés l'un au bord ventral du pubis, entre l'épine ilio-pectinée et le bord médial de l'os marsupial, l'autre dorsalement au premier et s'étendant d'une part jusqu'à la surface articulaire destinée à l'os marsupial, d'autre part vers le cotyle (fig. 116). Cet élément dorsal qui paraît en relation mécanique avec l'os marsupial lequel reçoit la

pression des viscères, et à qui il forme un soutien, se développe le plus et forme, devant le cotyle, un prolongement carré qui exclut l'autre ossification pubienne du cotyle comme le fait l'os acétabulaire chez le Lapin. Or, si l'on compare cet os dorsal à l'os acétabulaire et l'os ventral au reste du pubis, on voit qu'il y aurait inversion du développement entre les Monotrèmes et vraisemblablement aussi les Marsupiaux d'une part, et les Placentaires d'autre part. Chez les Monotrèmes, où l'os marsupial est conservé et offre le plus grand développement connu, l'élément cotyloïdien du pubis est prééminent. Chez les Placentaires, où manque l'os marsupial, l'élément cotyloïdien devient subordonné à l'autre, vestigial et variable dans ses rapports et dans sa soudure avec les autres os du bassin. La double ossification du pubis et la possession d'un os cotyloïdien serait un caractère exclusif des Mammifères.

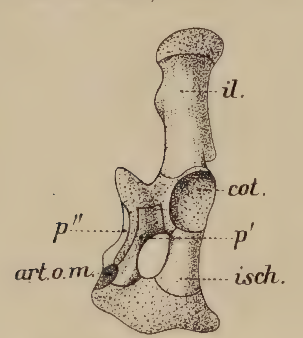


Fig. 116. — *Développement du bassin de l'Ornithorhynque*, d'après Howes.

art. o. m., articulation de l'os marsupial; — *cot.*, cotyle; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *p'.*, ossification dorsale du pubis (os acétabulaire) ; — *p''.*, ossification ventrale du pubis.

Sur le frais la capacité du cotyle est agrandie par l'adjonction du bourrelet cotyloïdien fibro-cartilagineux qui s'étend au-delà de l'équateur de la tête fémorale, de manière à enfermer en quelque sorte celle-ci dans le cotyle.

La surface articulaire de ce dernier est limitée à une bande plus ou moins large qui suit la plus grande partie du bord du cotyle, mais qui fait généralement défaut sur la partie ventro-caudale de ce bord, laissant en ce point l'*échancrure* ou *incisure cotyloïdienne.* Par cette échancrure on pénètre dans la cavité cotyloïde dont le fond, bien que formé par une lame osseuse continue, sauf chez l'Échidné, n'est jamais articulaire et se trouve en retrait de la bande articulaire (arrière fond de l'acétabulum). Une disposition analogue s'observe déjà chez les Crocodiles et chez les Oiseaux (voy. p. 103 et 161), mais l'arrière-fond est formé chez eux par une simple lame fibreuse ou fibro-cartilagineuse qui disparaît sur le squelette sec.

La présence de l'échancrure acétabulaire est en rapport à la fois avec l'insertion pelvienne du ligament rond dont on parlera plus loin et avec le mode de fonctionnement du cotyle. Pour ce qui regarde ce dernier, il faut remarquer en effet que la bande articulaire du cotyle ne supporte pas la même pression sur tout son pourtour. Sa portion dorsale et les parties adjacentes étant portantes, puisque le tronc repose par elles sur

le fémur, supportent en effet l'effort maximum et se développent davantage. Lorsque la pression de la tête fémorale s'exerce à peu près également sur tout le pourtour de la cavité cotyloïde, la bande articulaire qui borde celle-ci s'étend d'une manière continue sans laisser aucune échancrure comme on le voit chez les Monotrèmes dont le fémur, placé dans un plan transversal, presse sur le bassin de dehors en dedans et par conséquent également sur tout le pourtour du cotyle. Chez les animaux

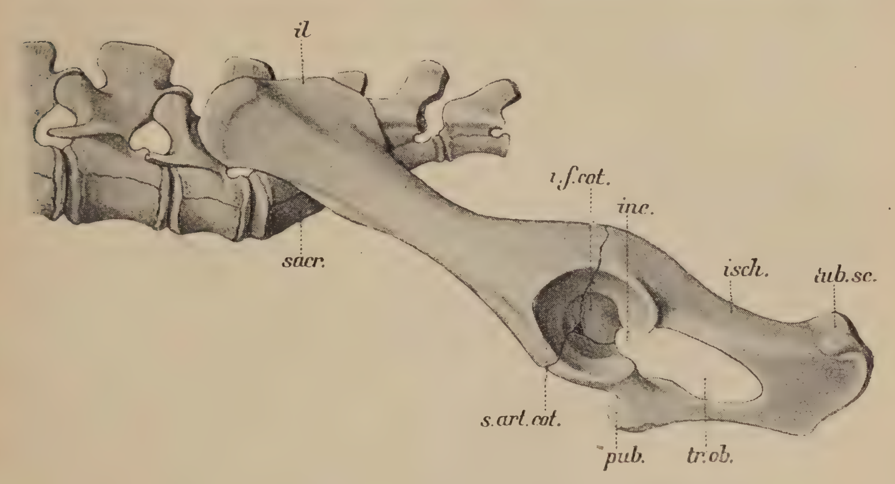


Fig. 117. — *Bassin de Chevreau, face latérale gauche.*

a. f. cot., arrière-fond de la cavité cotyloïde ; — *il.*, ilion ; — *inc.*, incisure ; — *isch.*, ischion ; — *pub.*, pubis ; — *sacr.*, sacrum ; — *s. art. cot.*, surface articulaire de la cavité cotyloïde ; — *tr. ob.*, trou obturateur ; — *tub. sc.*, tubérosité sciatique.

à membres dressés la pression s'exerce principalement sur les portions dorsale, craniale et caudale du pourtour de la cavité articulaire (fig. 117), qui servent respectivement à supporter le poids du tronc ou bien la poussée du fémur dans la propulsion (rétraction du fémur), ou encore cette poussée lorsque le fémur s'appuie sur le côté caudal dans la protraction de la cuisse. Mais la portion ventrale de ce pourtour n'étant utilisée que dans une faible mesure pour supporter le poids du membre pendant le lever de celui-ci, la bande articulaire ne s'y développe pas sur toute sa longueur et manque, notamment dans le point où se forme l'incisure cotyloïdienne. Celle-ci est toujours placée apparemment entre le pubis et l'ischion d'où le nom d'ischio-pubienne qui lui est donné en anatomie humaine ; mais à cause de la fusion de l'os acétabulaire avec l'ischion elle peut aussi être comprise entièrement dans le domaine de ce dernier, qui émet alors une branche antérieure vers l'ilion comme chez les Crocodiles.

On distingue encore dans le bord osseux de l'acétabulum, deux échancrures répondant aux sutures ilio-pubienne et ilio-ischiatique, mais elles sont beaucoup moins marquées que la précédente et n'interrompent jamais la bande articulaire.

La cavité cotyloïde observée sur le squelette sec est toujours plus largement ouverte que sur le frais à cause de la disparition du bourrelet cotyloïdien cartilagineux. Elle offre une direction qui est en rapport avec l'orientation du membre et dont la connaissance, jointe à celle de la situation des parties les plus développées de la bande articulaire peut donner des indications importantes sur l'allure de l'animal. D'une manière générale, chez les Quadrupèdes et chez l'Homme, cette cavité regarde en dehors, en bas, et un peu en avant. Chez les Chiroptères au contraire, et ceci est en rapport avec l'orientation singulière du membre postérieur, elle regarde en dehors, en haut et en arrière (voy. fig. 191).

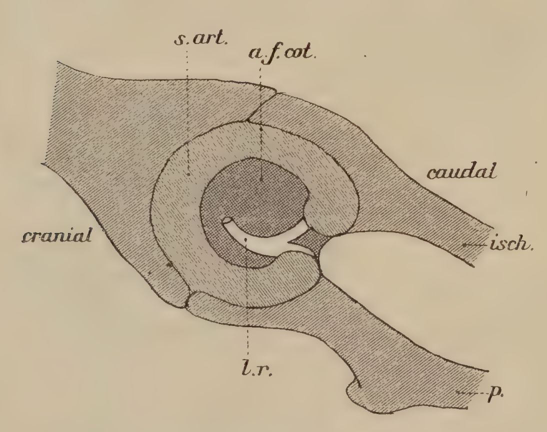


Fig. 118. — *Cavité cotyloïde et ligament rond d'un Mammifère.*

Le ligament rond est un ligament épais, non pas absolument cylindrique comme pourrait le faire penser son nom, mais plutôt aplati, qui va du pourtour de la cavité cotyloïde à une fossette de la tête fémorale située un peu en dessous du centre de cette dernière. Logé dans l'échancrure et dans l'arrière-fond de l'acétabulum, auquel il est relié par quelques lames fibreuses, le ligament rond se place contre la tête fémorale sur qui il glisse librement, sans y adhérer autrement qu'au point limité où il s'attache. Il est donc sur une certaine partie de son étendue libre et intra-articulaire.

Cependant certains auteurs ont admis que cette situation intra-articulaire n'était que secondaire et acquise, que le ligament rond n'était que le tendon d'un muscle pectiné séparé de son muscle au cours du développement phylogénétique (Bland Sutton), ou qu'un épaississement de la capsule articulaire, un ligament extérieur à l'articulation et venant s'insérer sur le bord interne de la surface articulaire du fémur. Lorsque le membre, pour passer du type reptilien au type mammifère, a changé d'orientation, ce ligament aurait été entraîné dans ce mouve-

ment, et « en même temps, la partie de la tête fémorale primitivement non articulaire, qui s'est trouvée enfoncée dans l'acétabulum a acquis tout autour du ligament la conformation articulaire » (A. Sabatier, p. 390). Cette conception de l'origine du ligament rond a conduit à ne le plus considérer que comme un organe rudimentaire, sans valeur fonctionnelle, et son absence dans certaines espèces, voisines d'autres où il existe, en même temps que la variabilité de sa taille et de son épaisseur dans une même espèce, ont semblé donner beaucoup de force à cette opinion. Cependant il s'en faut qu'elle soit prouvée. On verra plus loin qu'il est fort difficile d'admettre la possibilité d'un changement de position du membre chez un animal achevé, mais de plus, le cas des Oiseaux, où il n'y a pas d'échancrure cotyloïdienne, montre que dans le redressement de leur membre la capsule articulaire n'a pas pu être entraînée dans la cavité articulaire, car elle aurait été comprimée entre la tête fémorale et la bande articulaire ventrale du cotyle. *D'ailleurs la situation inverse du ligament rond des Oiseaux, par rapport à celle du même organe chez les Mammifères, prouve qu'il ne peut s'être produit par le processus indiqué*, et il est infiniment plus exact de considérer ce ligament comme s'étant formé sur place, au cours de l'ontogenèse comme les ménisques ou les ligaments intra-articulaires dans tant d'articulations ainsi qu'on le verra plus loin. Il faut noter que la disposition inverse du ligament rond des Oiseaux, par rapport à celui des Mammifères, lui laisse cepandant la mêmé fonction qu'à ce dernier — arrêter la flexion du fémur dans le sens cranial — parce que ses attaches sont transferées de la moitié inférieure à la moitié supérieure de la tête fémorale et que leurs points fixe et mobile sont exactement inverses de ceux des Mammifères.

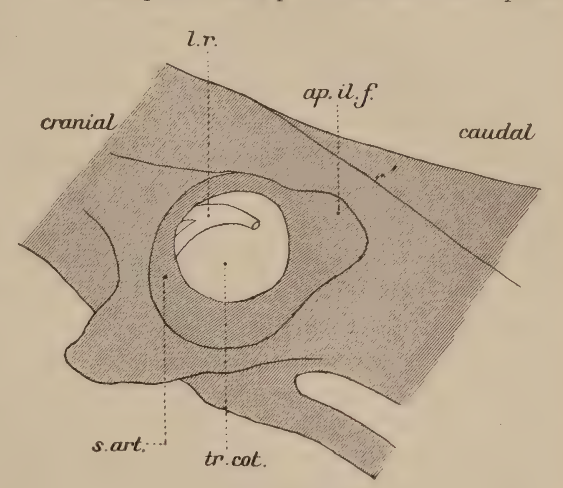


Fig. 119. — *Cavité cotyloïde et ligament rond de Dindon* (Schéma).

Les variations de ce ligament s'expliquent tout aussi aisément par la connaissance de ses fonctions que par l'hypothèse atavistique. En effet étant données sa force habituelle et son insertion *au-dessous du*

centre de la tête fémorale, il semble que ce ligament doive jouer un rôle dans la limitation des mouvements du fémur, car son insertion fémorale étant forcément déplacée par la rotation autour de l'axe de la tête, il doit se rencontrer certaines positions où ce ligament est relâché, d'autres où il est tendu, et où, lorsque la tension atteint un certain degré, il doit arrêter tout nouveau mouvement dans ce sens. C'est donc un ligament d'arrêt, qui paraît s'opposer aux mouvements de flexion ou de protraction du fémur accompagnés d'abduction en dehors de la cuisse ; ce serait à ce point de vue un antagoniste des muscles rotateurs en dehors. Son absence dans des animaux voisins d'autres espèces où il existe (Orang-Outan par exemple) ne peut être invoquée contre cette hypothèse, parce qu'il pourrait être remplacé fonctionnellement chez eux par une disposition des ligaments ou des muscles du voisinage à qui on n'aurait pas prêté attention. La différence d'action de ces parties résultant de la différence des formes du squelette, des longueurs relatives et de la position exacte des points d'insertion les uns par rapport aux autres, permet de comprendre aisément des changements fonctionnels de parties grossièrement considérées comme semblables, et d'expliquer simplement ainsi ces variations anatomiques dont on trouve tant d'exemples.

Le ligament rond manque chez les Monotrèmes et, parmi les Euthériens, chez certaines espèces appartenant à des groupes très divers. Dans les Primates il fait défaut chez l'Orang seul. Parmi les Ongulés il manque chez les Éléphants, Tapirs, Rhinocéros, Hippopotames ; parmi les Édentés chez les Paresseux. Peut-être ne se développe-t-il pas chez ces animaux par suite de la disposition particulière de l'acétabulum et du fémur. Son absence chez *Erinaceus* est peut-être en rapport avec le pouvoir de se rouler en boule, qui nécessite une flexion exagérée de la cuisse sur le bassin, incompatible avec la présence d'un tel ligament.

Partie ventrale du bassin ; plancher pelvien. — La partie ventrale du bassin des Mammifères, formée par le pubis et l'ischion, présente un grand nombre de formes que nous étudierons dans divers groupes, en même temps que certains détails de l'ensemble du bassin dont la description trouvera dès ce moment sa place naturelle.

a. *Monotrèmes.* — Partons des animaux où elle se rapproche le plus de la disposition qu'elle offre chez les Sauriens, c'est-à-dire des Monotrèmes. Vue latéralement (fig. 120), la ceinture dessine, chez ces derniers, un triangle isocèle ayant pour sommet l'acétabulum et pour base le plancher du pelvis. Le pubis et l'ischion s'écartent à peu près également de la verticale menée par l'acéta

bulum, et chacun de ces os forme, en s'unissant à celui du côté opposé, une symphyse de dimensions à peu près égales pour tous les deux. Le trou obturateur est peu développé, arrondi. Toutefois il est plus latéral que chez les Sauriens et contenu en majeure partie dans un plan parasagittal au lieu d'être surtout horizontal comme chez ces Reptiles. La partie horizontale du bassin est représentée, chez les Monotrèmes, par la large lame symphysaire comprise en dedans des deux trous obturateurs. De plus l'ischion n'est point simplement disposé en ceinture comme chez les Sauriens, mais il prolonge en arrière et en bas la direction de l'ilion. Sa partie symphysaire, qui se recourbe en dedans, forme seule une ceinture, mais elle n'est pour ainsi dire qu'un appendice de l'os, dont la partie principale du corps, s'étend manifestement en arrière de l'acétabulum suivant la direction de l'ilion. L'ischion devient ainsi comme un prolongement postacétabulaire de l'ilion se terminant en arrière par une saillie d'importance variable, la *tubérosité sciatique.* Le bassin des Monotrèmes présente ainsi dans sa partie ventrale à la fois des caractères reptiliens et d'autres mammaliens. L'égalité presque parfaite des deux symphyses, et leur écartement pareil de la verticale acétabulaire, sont des traits reptiliens, tandis que l'insertion des parois abdominales au pubis seul et non à l'ischion, la situation du corps de l'ischion dans le prolongement de l'os dorsal de la ceinture qu'il continue

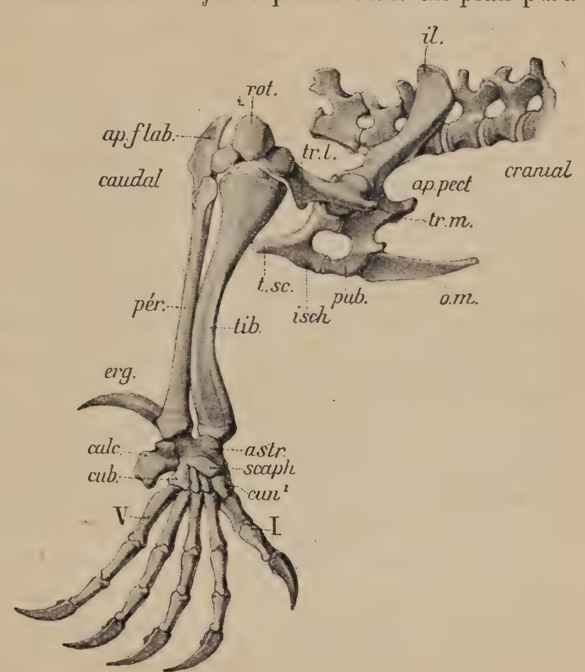


FIG. 120. — *Bassin et membre postérieur d'Ornithorhynque dans leur position naturelle.*

ap. flab., apophyse flabelliforme ; — *ap. pect.*, apophyse pectinée ; — *astr.*, astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — *cun¹.*, premier cunéiforme ; — *erg.*, ergot ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *o. m.*, os marsupial ; — *pér.*, péroné ; — *pub.*, pubis ; — *rot.*, rotule ; — *scaph.*, scaphoïde ; — *tib.*, tibia ; — *tr. l.*, trochanter latéral ; — *tr. m.*, trochanter médial ; — *t. sc.*, tubérosité sciatique ; — I, V, premier, cinquième métatarsiens.

en arrière de l'acétabulum, portent clairement la marque du type mammifère. On verra plus loin comment les caractères reptiliens de la partie ventrale s'expliquent simplement par les nécessités mécaniques résultant de l'orientation des membres et ne sont aucunement un héritage des Sauropsidés ; mais auparavant nous ajouterons quelques mots sur l'ilion pour compléter la description de ce bassin.

L'ilion présente à peu près le type primitif de cet os chez les Mammifères en ce sens qu'il est prismatique à trois faces subégales, la crête latérale étant peu marquée. Il est aussi dirigé d'avant en arrière et de haut en bas, comme chez les Mammifères, mais il s'articule avec la colonne par deux surfaces séparées : d'abord par l'articulation ordinaire avec la côte sacrée, puis, au-dessus de celle-ci, par l'intermédiaire d'un pont osseux qui s'étend entre lui et l'apophyse articulaire antérieure de la vertèbre sacrée (Howes). Il se forme ainsi une arcade sacrée laissant entre elle, l'ilion et la vertèbre sacrée, chez l'Ornithorhynque, un canal qui est oblitéré chez l'Échidné. Cette disposition constitue ce que Howes appelle un *supersacrum*. Elle rappelle un peu ce que l'on observe chez les Oiseaux et chez quelques Dinosauriens. Une arcade semblable, mais pas toujours osseuse et pas complètement comparable à celle des Monotrèmes, se rencontre aussi chez certains Euthériens (*Arctocephalus cinereus*, *Dasypus minutus*, *Centetes ecaudatus*, *Erinaceus*, *Lagomys microtis*).

L'ilion est oblique en avant comme chez les Mammifères, mais, chez l'Ornithorhynque, l'angle qu'il forme avec l'axe de la colonne sacrée est beaucoup moins aigu que chez les Quadrupèdes et se rapproche plutôt d'un angle droit, comme s'il était intermédiaire entre l'angle des Reptiles ouvert en avant et celui des Mammifères ouvert en arrière (Huxley). Aussi Howes éprouva-t-il une surprise considérable en constatant que l'inclinaison de l'axe du bassin est, chez le jeune Ornithorhynque, plus grande que chez l'adulte et se rapproche beaucoup plus de celle des Euthériens, donnant ainsi un éclatant démenti à la loi biogénétique.

Le redressement du bassin d'Ornithorhynque sur le sacrum est un caractère secondaire, acquis après la naissance. L'ilion subit pendant la vie extra-utérine une rotation de 45° environ et le bassin arrive ainsi à sa condition apparemment reptilienne en partant d'un état plus voisin de celui des Euthériens. D'après des mensurations faites sur les figures de Howes, on peut donner les chiffres suivants : un jeune Ornithorhynque long de $0^{m},22$ avait son ilion incliné sur le sacrum d'environ 14° ; sur un exemplaire mâle, sexuellement mûr, mais n'ayant pas acquis toute sa taille, cet angle était d'environ 30°, tandis qu'il

en mesurait 65° chez un vieux mâle. Cette évolution du bassin de l'Ornithorhynque, qui s'observe aussi, mais à un moindre degré, chez l'Échidné dont le bassin est plus incliné, montre bien la nature mammalienne des Monotrèmes et appuie l'hypothèse qui explique les apparences reptiliennes de leur bassin par la nécessité des insertions musculaires pour le fémur, devenu horizontal comme celui des Sauriens.

En effet chez les Monotrèmes la partie ventrale du bassin est régulièrement développée par rapport à la verticale acétabulaire et comprend un plancher élargi transversalement, mais moins étendu d'avant en arrière que chez les Reptiles. Ce plancher, horizontal, est complété en arrière et en avant par deux saillies osseuses ou deux os qui ont à peu près la même direction que lui et qui servent également d'appui aux muscles du membre dont la direction est principalement horizontale. Ce sont : en arrière la tubérosité sciatique dont l'extrémité caudale, bien qu'un peu relevée du côté dorsal, est à la hauteur du genou, lui-même horizontal ; en avant l'os marsupial qui sert d'attache au droit interne et à une partie des muscles adducteurs.

Les principales puissances squelettiques du bassin sont donc placées du côté ventral comme chez les Sauriens, ce qui est en rapport avec l'orientation horizontale de la cuisse dont la masse musculaire est aplatie de haut en bas, et attachée principalement à la partie ventrale du bassin d'où elle se porte sur le fémur et sur la jambe, qui offrent l'orientation du type transversal dans lequel l'effort du membre tend à relever le genou qui doit donc être énergiquement maintenu dans le plan horizontal. Ce résultat s'obtient par l'insertion de la plupart des muscles pelviens à la portion du bassin située ventralement à l'acétabulum. Les Monotrèmes ont donc une cuisse horizontale à insertions musculaires ventrales, ce qui les rapproche des Reptiles. D'autres Mammifères (Insectivores *pars*, Chiroptères), dont le fémur est aussi horizontal, ont les insertions musculaires horizontales aussi, mais dorsales comme on le verra plus loin.

Par les insertions qu'ils fournissent aux muscles ventraux de la cuisse chez les Monotrèmes, les os marsupiaux doivent être rapprochés du plancher du pelvis, lieu d'élection de l'insertion de ces muscles. Cette fonction permet de saisir l'un au moins de leurs attributs, et par suite leur valeur morphologique. Les os marsupiaux sont des os situés dans la paroi abdominale, mais assez superficiellement, car ils sont ventraux par rapport aux muscles droits, et qui s'appuient sur le bord cranial du pubis en s'articulant avec lui de manière à pouvoir suivre les mouvements de la paroi abdominale. Ils existent seulement chez les Monotrèmes et les Marsupiaux et l'on en trouve ailleurs que des traces (Chien).

On avait pensé tout d'abord qu'ils servaient à soutenir la poche marsupiale, et il est certain que là où elle existe, ils concourent évidemment à ce but, mais comme ils se rencontrent aussi chez les mâles qui n'ont pas de poche, celle-ci ne peut-être la cause de leur présence. D'autre part ils sont assez inégalement développés : rudimentaires et simplement cartilagineux chez les Thylacines, ils sont osseux chez les autres Marsupiaux et atteignent chez *Halmaturus* environ 1/3 de la longueur de l'ilion, chez *Didelphys* et *Phascolomys* un peu plus de la moitié de cette longueur, et enfin, chez les Monotrèmes ils sont aussi longs que l'ilion, (voy. fig. 120) dimension considérable par rapport aux proportions générales de l'animal et qui serait inexplicable chez eux étant donnée l'absence d'une bourse, si l'on ne connaissait leur rôle dans les insertions musculaires de la cuisse. Ceci montre que les os marsupiaux sont des pièces de soutien, développées dans la paroi abdominale et qui, comme telles, jouent certainement un rôle variable suivant les cas et les circonstances où elles peuvent se trouver employées, se développant en conséquence. Il est permis de les rapprocher d'une manière générale de l'épipubis des Amphibiens dont la partie caudale, impaire, ferait défaut et dont les branches de bifurcation représenteraient chacun d'eux, mais il ne faut point oublier que la constitution de la paroi abdominale des Mammifères, avec son arcade crurale spéciale, son canal inguinal et la disposition de ses muscles, plus profonds et un peu différents de ceux des Urodèles, s'opposent à une comparaison plus étroite.

En dehors des Monotrèmes on ne retrouve plus chez aucun Mammifère (Marsupiaux compris) de bassin ayant son plancher pelvien également développé de part et d'autre de l'acétabulum. Toujours cette partie est rejetée en arrière du cotyle, participant ainsi à la direction générale oblique de l'ilion. Il y a du reste bien des différences dans le détail des parties. Nous signalerons les types principaux auxquels elles se rapportent.

b. *Ongulés.* — Comme point de départ, on peut prendre les Ongulés parce que chez eux les deux os participent à la formation de la symphyse, ce qui est considéré comme un caractère primitif. Chez ces animaux le bord cranial du pubis, et par suite de la plaque pelvienne, est situé un peu en arrière du centre de l'acétabulum, sauf chez l'Éléphant où l'orientation verticale des membres entraîne une modification particulière du bassin (voy, fig. 122). La bissectrice de l'angle formé par le pubis et par l'ischion à partir de l'acétabulum n'est point verticale comme chez les Monotrèmes, mais oblique de haut en bas et d'avant en arrière (voy. fig. 117). Le trou obturateur n'est plus arrondi, mais ovale et allongé dans le sens antéro-postérieur. L'axe de l'ischion pro-

longe à peu près exactement celui de l'ilion et se termine en arrière à la tubérosité ischiatique qui se relève plus ou moins en haut et en dehors, atteignant dans certains cas un développement très considérable (Chameau). L'ischion envoie en dedans et ventralement une lame qui vient se joindre à celle du côté opposé formant la symphyse ischiale qui se continue sans aucune ligne de démarcation, chez l'adulte, avec la symphyse pubienne. Ces deux symphyses forment par leur réunion le plancher pelvien. Celui-ci est une lame quadrilatère (fig. 121), allongée d'avant en arrière, limitée sur les côtés par les trous obturateurs, en avant par le bord cranial des pubis, en arrière par le bord caudal des ischions. Ce dernier n'est point droit transversalement, mais échancré de manière à former une arcade plus ou moins prononcée, sous laquelle se fait la sortie du fœtus, et que l'on appelera pour éviter toute confusion, l'*arcade urogénitale*. La direction de ce plancher est, à peu de chose près, horizontale. Il est situé tout entier en arrière de l'acétabulum. Sa grande longueur antéro-postérieure répond-elle à une raison de solidité et doit-on la considérer sous ce rapport seulement ? Ce n'est pas probable. Il est évident que la présence d'une symphyse pelvienne est une nécessité mécanique, car elle stabilise les deux moitiés du bassin qui s'appuient ainsi l'une sur l'autre, mais il n'est pas besoin pour cela d'un contact aussi étendu entre les deux moitiés du bassin, et le cas de l'Homme où le bassin a un rôle de soutien très important puisqu'il porte seul tout le tronc et où la symphyse pelvienne est relativement courte, montre bien qu'il n'est pas besoin pour cette fonction d'une symphyse aussi étendue que celle des Ongulés. Aussi cette dernière doit être envisagée non seulement au point de vue du soutien, mais encore sous celui d'attache musculaire, et c'est évidemment pour répondre à ce dernier rôle, qu'elle a pris chez les Ongulés son grand développement. La plaque pelvienne, lieu d'insertion des adducteurs, devait forcément être étendue

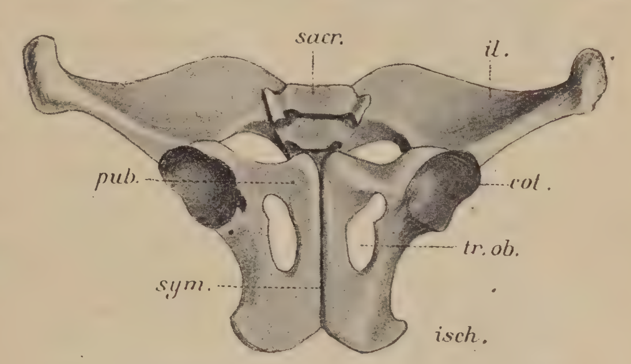


Fig. 121. — *Bassin d'Eléphant, vu par la face ventrale*, d'après Cuvier.

cot., cavité cotyloïde; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *pub.*, pubis ; — *sacr.*, sacrum; — *sym.*, symphyse ; — *tr. ob.*, trou obturateur.

pour fournir à ces muscles, chargés de maintenir le fémur, incliné en avant, un point d'appui suffisamment large, en même temps que l'allongement en arrière de ce point d'appui, augmentait le bras de levier de ces muscles et leur action sur le fémur. On doit donc envisager la symphyse comme répondant d'abord à cette double fonction de soutient squelettique et d'attache musculaire.

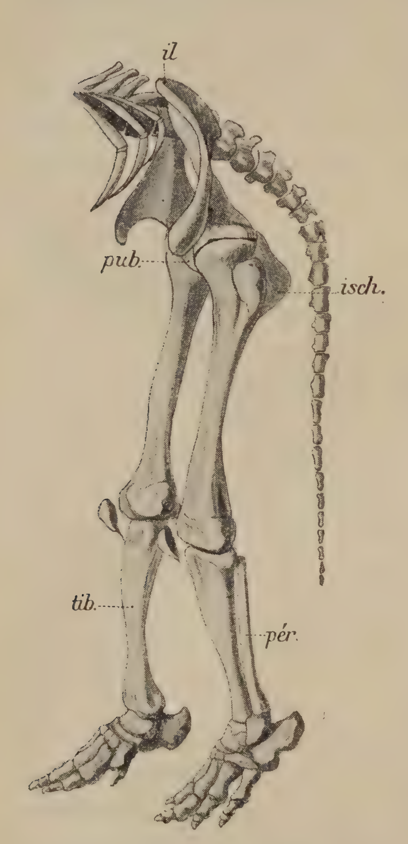


Fig. 122. — *Bassin et membre postérieur d'Éléphant*, d'après Cuvier.
il., ilion ; — *isch.*, ischion ; — *pér.*, péroné ; — *pub.*, pubis ; — *tib.*, tibia.

Le rôle qu'elle remplit vis-à-vis de l'appareil urogénital et que l'on indiquera plus loin, est certainement subordonné à ces deux premiers comme le montre nettement le cas de l'Éléphant. Chez cet animal l'ilion est peu incliné sur la colonne vertébrale qu'il aborde presque perpendiculairement. L'anneau pelvien formé par l'ilion et la ceinture pubienne est presque transversal. La partie ventrale du bassin a la même constitution que chez les autres Ongulés, c'est-à-dire comprend les deux symphyses pubienne et sciatique et le plancher pelvien est bien développé, mais il est fortement oblique de haut en bas et d'avant en arrière au lieu d'être presque horizontal, si bien que l'arcade urogénitale au lieu d'être située à peu près à la hauteur du bord antérieur de l'anneau pubien est reportée beaucoup plus bas, du côté ventral. En même temps l'acétabulum est un peu plus reculé et le bord antérieur du pubis dépasse un peu le sien en avant. Cette disposition est liée à celle des membres postérieurs qui ne forment point un Z retourné comme chez les Quadrupèdes ordinaires, mais une colonne verticale. Il est nécessaire dans ce cas que les adducteurs soient placés non point tous du même côté du fémur, comme chez les Quadrupèdes, mais de part et d'autre de cet os, comme ils le sont chez l'Homme, à membre également vertical. L'obliquité de la ligne symphysaire, en diminuant de beaucoup le bras de levier des grands adducteurs, répond aux conditions de fonctionnement de ces muscles, beaucoup plus qu'à la nécessité de

donner un détroit postérieur du bassin bien développé, car ce dernier n'aurait aucune raison d'être ainsi, le détroit antérieur étant beaucoup plus réduit.

La forme du bassin n'est point identique dans toutes les espèces d'un même ordre et l'on trouve toujours dans chacun de ceux-ci quelques bassins différant beaucoup des autres. Ceci résulte de l'étroite corrélation qui existe entre la structure de cette ceinture et l'allure ou certaines particularités du genre de vie de l'animal qui n'entrent pas dans les caractéristiques de l'ordre. Ces réserves faites on peut dire cependant qu'un bassin de forme assez voisine de celui des Ongulés, c'est-à-dire pourvu de la double symphyse pubienne et ischiatique se trouve chez les Marsupiaux, chez les Rongeurs, chez beaucoup de Carnivores.

Mais il y a des cas où seul le pubis forme la symphyse et cela paraît se rencontrer d'après LECHE dans les Insectivores, les Chiroptères, les Primates et dans le groupe à part des Édentés, aussi bien que dans quelques espèces isolées des groupes dont le bassin offre d'habitude le type à double symphyse.

c. *Primates.* — Commençant par le groupe des Primates nous examinerons d'abord le bassin de l'Homme. Celui-ci est bien, comme le disait HUXLEY, une des parties les plus étonnamment humaines, et cela se conçoit si l'on pense qu'il est l'un des instruments de la station verticale si parfaitement et si exclusivement humaine. On a vu la structure particulière de l'ilion humain ; celle de la partie ventrale (inférieure) du bassin n'est pas moins spéciale. Le pubis et l'ischion forment au-dessous de l'acétabulum un triangle presque isocèle, dont la bissectrice, menée à partir de ce dernier, est à peu près verticale, mais cette verticale au lieu de tomber sur le plancher pelvien, tombe en arrière de lui. Le trou obturateur est ovale comme chez les Quadrupèdes, mais son grand axe est dirigé à angle droit, sur celui de ces animaux, c'est-à-dire passe par un plan transversal du corps au lieu d'être situé dans un plan sagittal. Cette orientation du trou ovale est aussi en rapport avec le fait que le petit bassin de l'Homme est beaucoup plus court, moins étendu d'avant en arrière, que celui des autres animaux, où, chez les Singes notamment, sa longueur forme un vif contraste avec la sienne. Le bassin étant vu par sa face postérieure ou dorsale, l'axe de l'ischion, au lieu d'être parallèle à la colonne comme chez les Singes (fig. 111), ou de regarder légèrement en dehors comme chez le Gorille (fig. 124), est dirigé un peu en dedans (fig. 123). La paroi osseuse du petit bassin au lieu de décrire comme chez les Anthropoïdes un demi-cylindre ventral, est en réalité tronc-conique, la grande base du cône répondant au détroit supérieur et sa petite base étant délimitée par

un plan parallèle à celui du détroit supérieur et passant par le point le plus saillant des tubérosités sciatiques. Cette obliquité générale de la

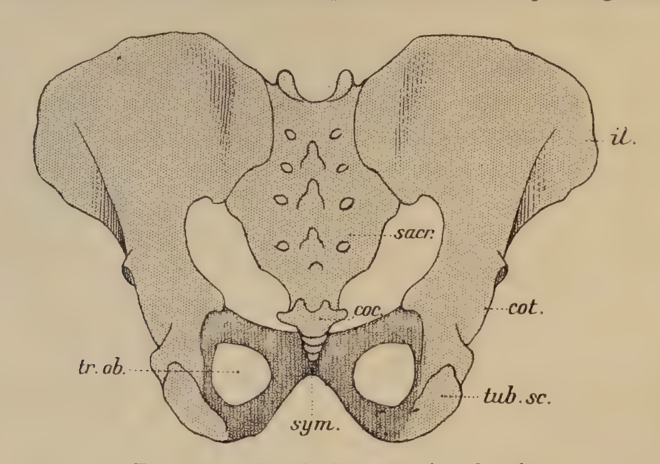


Fig. 123. — *Bassin d'Homme, face dorsale.*
coc., coccyx ; — *cot.*, cotyle ; — *il.*, ilion ; — *sacr.*, sacrum ; — *sym.*, symphyse ; — *tr. ob.*, trou obturateur ; — *tub. sc.*, tubérosité sciatique.

paroi se reconnaît d'ailleurs dans le plancher pelvien lui-même dont la direction coïncide avec la surface du tronc du cône envisagé. Ainsi la

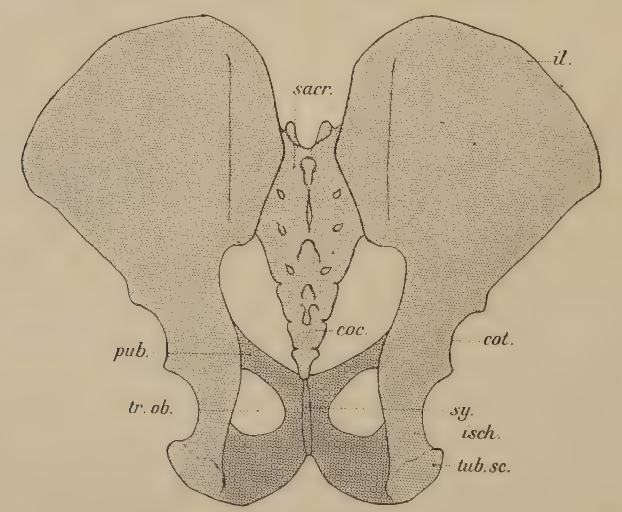


Fig. 124. — *Bassin de Gorille, face dorsale.*
coc., coccyx ; — *cot.*, cotyle ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *pub.*, pubis ; — *sacr.*, sacrum ; *sy.*, symphyse ; — *tr. ob.*, trou obturateur ; — *tub. sc.*, tubérosité sciatique.

cavité du petit bassin est, d'une manière générale, plus étroite en arrière qu'en avant, disposition spéciale à l'Homme, et qui est certainement en rapport avec la situation debout. Celle-ci, en effet, force à diminuer

autant que possible les dimensions du plancher périnéal qui, dans cette allure, porte un poids beaucoup plus considérable que dans les autres modes de locomotion où le poids des viscères mobiles est réparti sur toute la surface ventrale. Chez l'Homme le plancher périnéal a la forme d'un losange dont la symphyse pubienne et la pointe du coccyx forment les extrémités ventrale et dorsale, les tubérosités ischiatiques les angles latéraux. Chez les Singes anthropomorphes, le périnée a une tout autre forme ; du côté ventral son contour est arrondi plutôt qu'angulaire et, du côté dorsal, il est très relevé à cause de la grande distance comprise entre le coccyx et l'arcade pubienne (voy. fig. 113) ; le périnée n'est donc point transversal, mais fortement oblique de bas en haut et d'arrière en avant.

Le plancher pelvien de l'Homme est très réduit ; il est formé par la symphyse pubienne seule, en arrière de qui les branches ascendantes des ischions s'écartent et l'arcade urogénitale formée par le bord caudal de ce plancher est une *arcade pubienne*, c'est-à-dire appartenant au domaine de ce dernier os et non à celui de l'ischion comme chez les Quadrupèdes. La courbe ogivale de cette arcade est aussi très caractéristique de l'Homme et ne se retrouve que chez lui.

La symphyse pelvienne des Singes, aussi bien des Anthropoïdes que des autres, est aussi formée uniquement par le pubis. Mais si cela est vrai anatomiquement, c'est-à-dire à cause des limites réelles des os montrées par l'ossification, il faut bien reconnaître cependant que la forme et la grandeur de ces deux symphyses, chez l'Homme et chez les Singes, diffèrent assez pour qu'on ne puisse les comparer strictement l'une à l'autre, et l'on est forcé d'admettre, en tenant compte des connexions habituelles des os avec le trou obturateur, que, si le pubis participe seul à la formation de la symphyse chez les Singes, cet os possède quelque chose de plus que le pubis humain puisqu'il s'étend plus loin que lui en arrière, c'est-à-dire jusque derrière le trou obturateur. La symphyse du Gorille est très remarquable sous ce rapport ; elle est longue, le plancher pelvien qu'elle forme est parallèle à la direction générale de la colonne vertébrale et non oblique sur cette direction comme chez l'Homme, et ce plancher s'étend bien en arrière du trou obturateur (fig. 124), de sorte que le voyant après que les soudures osseuses sont faites on serait porté à le considérer comme formé en partie par l'ischion. Ceci est particulièrement net dans un bassin de jeune Gorille figuré par de Blainville. De plus, vu par la face postérieure, le bassin du Gorille montre très nettement la forme hémicylindrique indiquée plus haut et fait un contraste frappant avec le bassin tronc-conique de l'Homme. Le périnée de ces Singes est par suite beaucoup plus large, mais

cette disposition, qui serait défectueuse dans l'allure verticale, est sans inconvénient parce que la direction du tronc n'est jamais franchement verticale, mais oblique et que, par l'absence de grand bassin, les viscères sont dirigés ventralement de façon à reposer sur la paroi abdominale et non sur le détroit postérieur. L'arcade urogénitale pubienne, s'il faut lui donner ce nom, est très surbaissée et se rapproche beaucoup par sa forme de l'arcade sciatique d'un Ongulé, dont cette partie du bassin a d'ailleurs un aspect très voisin de celui du Gorille. Il est bien certain que ce dernier, avec sa longue symphyse, offre des caractères marqués du bassin de Quadrupède, et que cette grande longueur est en rapport avec l'insertion des adducteurs qui agissent comme ceux des Quadrupèdes sur un fémur constamment fléchi sur le bassin et jamais entièrement vertical.

Chez les Singes catarrhiniens le bord cranial de la symphyse pubienne fait un peu saillie en avant de l'acétabulum. A partir de ce point, la symphyse se porte en arrière non en formant une ligne droite comme chez les Ongulés, mais en décrivant une courbe saillante en bas. Si bien que, vue de profil, la partie ventrale du bassin rappelle un peu la forme d'un quart de cadran dont le fémur, articulé sur le centre de courbure, serait l'aiguille mobile. A cause de cette courbure la symphyse est en réalité bien plus longue qu'elle ne le paraît sur les figures de face où le raccourci la diminue beaucoup. Elle se poursuit en arrière dans les branches ischiales par une courbe qui continue assez régulièrement la sienne pour pouvoir être confondue avec elle. Cette partie de l'ischion ne forme pas de symphyse mais elle est bien près de le faire (voy. fig. 111) et n'est séparée de sa similaire que par une fente étroite, de sorte que, comme chez les Ongulés l'arcade urogénitale est reportée en arrière de l'ischion. La courbe décrite par le bord ventral du petit bassin est évidemment en rapport avec le fait que, par elle, les attaches des adducteurs sont disposées à égale distance de part et d'autre du fémur, les unes étant pré- et les autres postacétabulaires, et cette disposition est elle-même liée aux déplacements angulaires très considérables que le fémur doit effectuer sur le bassin dans les changements de direction du tronc, qui affecte tantôt une disposition horizontale, dans la marche quadrupède par exemple, tantôt une disposition verticale dans l'action de grimper ou dans la station assise. La courbure ventrale de la symphyse donne à cette portion du petit bassin une direction un peu oblique en bas et en arrière, analogue à celle de la symphyse humaine, mais comme l'obliquité est limitée étroitement à la région symphysaire et ne se montre pas au niveau des ischions, parallèles à la colonne vertébrale, la cavité pelvienne n'est point tout à fait hémicylindrique comme chez l'Orang,

ou chez les Ongulés, mais elle n'est pas non plus tronc-conique comme chez l'Homme. Quant à la symphyse, si elle est uniquement pubienne, il faut reconnaître que la branche symphysaire du pubis est beaucoup plus longue que chez l'Homme comme on l'a vu plus haut.

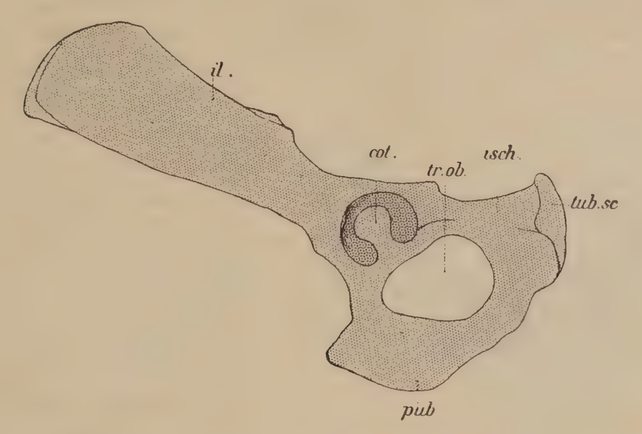


Fig. 125. — *Bassin de Magot, face latérale gauche.*
cot., cotyle; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *pub.*, pubis ; — *tr. ob.*, trou obturateur; — *tub. sc.*, tubérosité sciatique.

d. *Insectivores.* — Certains Insectivores (Macroscélides) ont une symphyse assez longue et formée par le concours du pubis et de l'ischion. D'autres en ont une très courte, uniquement pubienne. Cette symphyse pubienne est très reculée chez plusieurs Insectivores (*Myogale*, *Centetes*, *Erinaceus*), de sorte que la cavité viscérale, qui va toujours jusqu'à elle, s'étend entre les cuisses de ces animaux plus loin que dans la plupart des autres Mammifères.

Chez la Taupe, il n'y a pas de symphyse osseuse, les pubis, fort allongés, divergent de plus en plus vers leur extrémité caudale, tandis qu'au voisinage de l'acétabulum ils s'approchent tant l'un de l'autre et de la colonne vertébrale qu'ils semblent vouloir former en ce point leur symphyse et rejeter les viscères au-devant d'eux en dehors de la cavité pelvienne (fig. 127). Mais il ne faudrait pas croire qu'il en soit ainsi et que les connexions ordinaires soient changées comme on le dit quelquefois.

Un examen attentif permet de ramener à la règle cette exception apparente. Chez les embryons avancés (de 20 à 40 mill.) les pubis sont plus écartés l'un de l'autre dans la région acétabulaire conformément à la disposition habituelle, ils sont beaucoup plus courts et en outre ils sont réunis à leur extrémité caudale par un arceau cartila-

gineux qui se comporte comme la symphyse et qui entoure la terminaison des conduits urogénital et intestinal (Leche).

Chez l'animal développé l'arceau cartilagineux est remplacé par une arcade fibreuse formée, en majeure partie, par les tendons des muscles droits de l'abdomen, puis par les ligaments et les muscles du tubercule génital. Ces tendons, attachés à l'extrémité caudale des pubis, convergent en avant formant comme une arche de pont (fig. 126) sous laquelle passent les conduits viscéraux, et qui répond à la portion ventrale du détroit postérieur. La seule différence qu'il y ait avec les autres Mammifères consiste dans l'étroitesse du bassin, dans la disparition de l'anneau symphysaire squelettique, et dans l'écartement des pubis qui divergent par leurs extrémités au lieu de se rejoindre, tandis qu'ils émettent dans la région de l'acétabulum, deux lames convergentes, simulant une symphyse incomplète, mais qui n'ont en réalitéri en à faire avec la partie symphysaire du pubis des Mammifères.

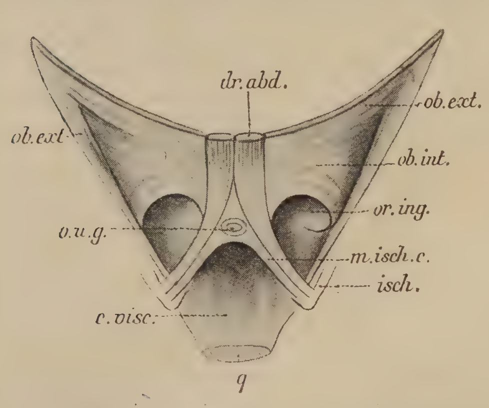


Fig. 126. — *Muscles de la paroi abdominale de la Taupe et arcade pubienne.*

c. visc., cavité viscérale ; — *dr. abd.*, droit de l'abdomen ; — *isch.*, ischion ; — *m. isch. c.* muscles ischio-caverneux ; — *ob. ext.*, oblique externe ; — *ob. int.*, oblique interne ; — *or. ing.*, orifice inguinal ; — *o. u. g.*, orifice urogénital ; — *q.*, queue.

Ces dispositions sont corrélatives entre elles et sont elles-mêmes liées à l'orientation particulière du membre postérieur dont le premier segment n'est point parasagittal, mais horizontal comme dans le type rampant, contrairement à ce que l'on pourrait croire d'après bien des squelettes mal montés. Le fémur a en effet sa face dorsale tournée en avant, son grand trochanter est dorsal et non latéral, le petit trochanter est ventral, et la ligne bicondylienne presque verticale.

En réalité le membre postérieur de la Taupe ne ressemble point au membre rampant des Sauriens, il s'en faut de beaucoup, le genou et le pied ont la structure caractéristique des Mammifères et rien des Reptiles, le pied possède en plus de ses cinq doigts un osselet en baguette placé sur son bord tibial et qui rappelle l'os falciforme de la main du même animal. D'autre part la direction générale du membre est plus oblique de haut en bas, moins étalée dans le plan horizontal que chez les Sauriens, car la jambe et le pied sont à peu près verticaux comme chez les autres Mammifères, mais les mouvements essentiels de la cuisse se

font dans ce plan, d'avant en arrière comme dans le membre rampant.

Cette orientation du membre postérieur paraît liée au grand développement de la cavité viscérale qui peut ainsi se prolonger entre les cuisses au lieu de s'arrêter à peu près à l'acétabulum, comme elle aurait dû le faire à cause de la nécessité d'un plancher pelvien postacétabulaire, si les cuisses avaient été dressées. Tous les os pelviens sont ramenés vers la face dorsale où ils se groupent en un faisceau presque horizontal. L'ilion est très oblique sur la colonne vertébrale dont il continue à peu près la direction ; il est prolongé en arrière par l'ischion également très voisin de cette dernière, et enfin la divergence des pubis, en les écartant de la ligne médiane du ventre, les rapproche beaucoup de l'ischion ; le trou obturateur est triangulaire avec son sommet voisin de l'acétabulum, et sa base tournée vers l'extrémité caudale du bassin au lieu d'être placée ventralement comme chez les Insectivores à symphyse pubienne reculée tels que les Hérissons. En un mot tous les éléments du bassin s'étirent en longueur, se rapprochent de la colonne vertébrale et, pour y arriver, les pubis prennent une direction inverse de celle qui leur est habituelle, ils divergent au lieu de converger. De cette façon les muscles pelvi-cruraux se groupent horizontalement à la racine de la cuisse et forment une masse aplatie dorso-ventralement comme cela s'observe chez les autres Mammifères à membre postérieur horizontal. Mais ici le pubis a fourni au niveau de l'acétabulum une lame pseudo-symphysaire qui, comme chez les Sauriens, fait saillie dans la cavité viscérale en dessus de la paroi abdominale dont elle est indépendante, et qui donne attache aux muscles adducteurs qui doivent avoir un appui assez voisin du fémur. En même temps le mode d'accroissement particulier des pubis qui aboutit à leur divergence permet la formation de la symphyse toute particulière et purement fibreuse de ces animaux.

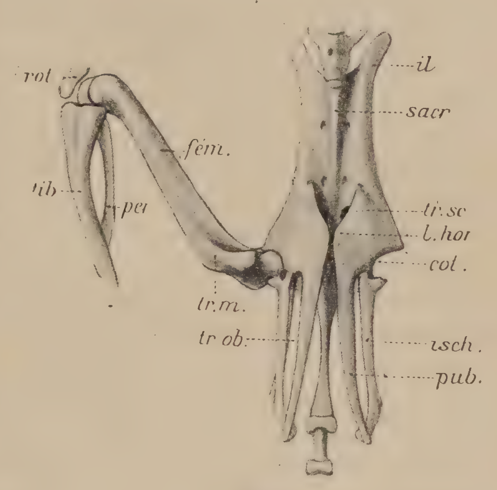


FIG. 127. — *Bassin et partie du membre postérieur de la Taupe, face ventrale.*

cot., cotyle ; — *fém.*, fémur ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *l. hor.*, lame horizontale (faux pubis) ; — *pér.*, péroné ; — *pub.*, pubis ; — *rot.*, rotule ; — *sacr.*, sacrum ; — *tib.*, tibia ; — *tr. m.*, trochanter médial ; — *tr. ob.*, trou obturateur ; — *tr. sc.*, trou sciatique.

Chacun de ces os entraînant avec lui l'attache d'un muscle droit de l'abdomen, et l'écartant de celle de l'autre muscle, détermine la formation de l'arcade fibreuse qui répond topographiquement et fonctionnellement à la symphyse pubienne, mais qui est tout autre chose que celle-ci et qui ne peut prendre naissance que par le mouvement propre d'accroissement des pubis sus-indiqué. Cet accroissement doit s'effectuer assez tard si l'on en juge par la brièveté relative de cette partie du bassin chez l'embryon avancé figuré par Leche, et il est probable que chaque moitié de l'arceau cartilagineux symphysaire décrit par cet auteur est le siège principal de cet accroissement particulier. Le transfert du côté dorsal des pièces squelettiques du bassin, et l'absence de symphyse osseuse qui fournit d'habitude à chaque moitié du pelvis un point d'appui ventral, s'accompagnent chez la Taupe d'un allongement marqué de l'articulation sacro-iliaque, articulation qui fait place chez l'adulte à une véritable fusion osseuse. L'ilion se sépare de la colonne vertébrale un peu avant l'acétabulum, mais le fond de ce dernier arrive au contact de la colonne et se soude à elle, formant ainsi avec le bord postérieur de la soudure sacro-iliaque un orifice ovale ou arrondi qui répond à la grande échancrure sciatique. Cette double soudure donne au pelvis une solidité très grande et compense plus que largement pour lui l'absence de point d'appui ventral. Le bassin des Musaraignes est fait comme celui des Taupes, bien qu'il soit moins étroit et moins long.

e. *Chiroptères.* — Les Chiroptères présentent avec les Taupes ceci de commun que leurs membres postérieurs sont également horizontaux et que les masses musculaires de leur cuisse sont aussi principalement horizontales. Ils ont, comme les Taupes, un ilion allongé, continué dans sa direction par un ischion très fort et qui, chez certains, vient se souder à la colonne vertébrale en arrière. D'autre part l'écartement des muscles insérés à la symphyse étant nécessaire pour permettre de réaliser la disposition horizontale de la cuisse avec insertions musculaires principalement dorsales, les Chiroptères manquent de symphyse pubienne vraie et les deux pubis restent écartés l'un de l'autre. Mais il existe un arc fibro-cartilagineux ou fibreux qui peut même s'ossifier et qui sert à l'insertion de la paroi abdominale. Cet arc symphysaire représentant l'anneau pelvien est placé, au niveau ou très peu en arrière de l'acétabulum. Le plus grand développement de l'arc symphysaire et par conséquent le groupement horizontal parfait des muscles de la cuisse est surtout marqué chez les Chiroptères arboricoles qui ne marchent guère (*Pteropus*). Chez ceux qui courent aisément sur le sol ou contre les parois des cavernes qu'ils habitent, les pubis sont plus rapprochés l'un de l'autre et arrivent presque à se toucher, formant une

symphyse en partie fibreuse ; les muscles qui s'insèrent à leur bord médial sont plus ventraux et la cuisse est moins aplatie horizontalement. En arrière de l'anneau pelvien la branche ascendante de l'ischion vient s'unir au pubis et circonscrit un trou ovale très large, Il y a une cavité pelvienne spacieuse comprise entre la colonne vertébrale, les côtés du bassin et l'arcade symphysaire. On reviendra ultérieurement sur d'autres particularités du bassin des Chiroptères et notamment sur l'acétabulum. Pour le moment il suffit d'avoir indiqué ses traits communs avec celui des Talpidés, et qui permettent de mieux relier ces bassins aberrants avec

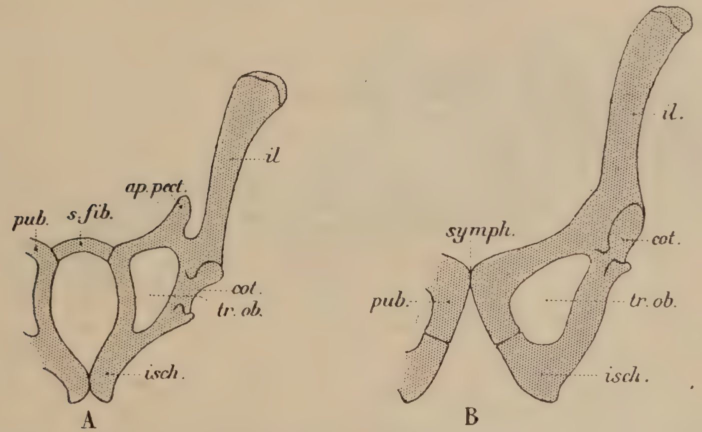


Fig. 128. — *Bassins de Chauve-souris et de Galæopithèque, vus par la face ventrale et un peu en arrière.*

A, Pteropus ; — B, Galéopithèque.

ap. pect., apophyse pectinée ; — *cot.*, cotyle ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *pub.*, pubis ; — *symph.*, symphyse ; — *s. fib.*, symphyse fibreuse ; — *tr. ob.*, trou obturateur.

ceux de forme normale. Il y a lieu cependant d'insister sur le fait que la situation de l'arcade symphysaire chez les Chiroptères s'éloigne beaucoup de celle qu'elle offre chez les Taupes et rentre dans le cas ordinaire des Mammifères où la cavité du tronc s'arrête au niveau de l'acétabulum, loin de se prolonger en arrière de celui-ci et de s'étendre entre les cuisses, les séparant absolument l'une de l'autre. Ici au contraire les cuisses se rapprochent et se joignent l'une à l'autre, au moins sur une faible étendue au niveau de la symphyse.

f. *Pinnipèdes.* — Chez les Pinnipèdes le bassin offre quelques particularités intéressantes. L'ilion est court, principalement chez les Phoques ; les os ventraux de la ceinture, très allongés, sont dirigés fortement en arrière et la symphyse pubienne, étroite, se trouve reportée loin en arrière de l'acétabulum. La cavité du bassin n'a pour ainsi dire pas de partie post-symphysaire, mais en revanche la cavité du tronc

se prolonge comme chez les Taupes entre la racine des membres postérieurs. Ceux-ci ont une orientation particulière : le fémur est bien placé comme chez les Quadrupèdes ordinaires dans le plan parasagittal, mais au lieu d'être dirigé d'arrière en avant, formant avec l'axe du bassin un angle aigu ouvert en avant, il est placé presque à angle droit sur cet axe et son distum se dirige quelque peu en arrière. De plus, il est très court, et ses condyles dépassent à peine le bord ventral du bassin. La jambe est placée horizontalement au lieu d'être oblique comme chez les Quadrupèdes ordinaires ; l'angle stylo-zeugopodique est droit et

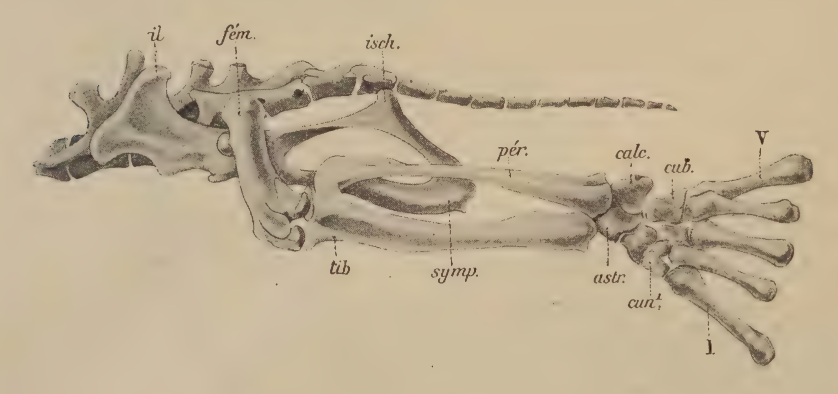


Fig. 129. — *Bassin et membre postérieur* de Phoca barbata, *dans leur position naturelle. côté gauche.*

astr., astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — *cun*¹., premier cunéiforme ; — *fém.*, fémur ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *pér.*, péroné ; — *symp.*, symphyse ; — *tib.*, tibia ; — I, V, premier, cinquième métatarsiens. (Les doigts sont absents).

regarde en dedans. Le tibia occupe le côté ventral, le péroné le côté dorsal du zeugopode, et par suite la face primitivement dorsale de la jambe est tournée latéralement, de même que le pied dont la face dorsale regarde en dehors. Il en résulte que le membre tout entier est presque horizontal et les muscles symphysaires aussi bien que les ischio-zeugopodiques forment une masse principalement horizontale et placée sur le côté dorsal. Le biceps crural est un muscle rectangulaire qui s'insère le long de l'épine sacrée, sur une longueur correspondant à celle du zeugopode au bord dorsal duquel il s'attache depuis le genou jusque vers l'articulation tibio-tarsienne. Ce muscle, puissant, s'oppose par sa forme même à des déplacements bien prononcés du genou ; c'est lui qui rattache la jambe au tronc au lieu de la laisser libre, comme ailleurs, et, avec le concours des autres muscles de la cuisse, il maintient la jambe dans la position qui a été dite. Dans cette position la jambe agit principalement comme point d'appui pour le pied à qui est transférée toute la fonction

motrice. La racine des membres postérieurs est donc écartée de la ligne médiane du côté ventral et laisse place à ce niveau à la partie postérieure de la cavité viscérale qui s'étend, comme chez les Insectivores précités, jusqu'au niveau de la symphyse pubienne, c'est-à-dire presque jusqu'à l'articulation tibio-tarsienne.

g. *Édentés.* — Enfin, pour en terminer avec les principales formes du bassin, il faut encore dire quelques mots de celui des Édentés : ce groupe, très polymorphe, possède évidemment des bassins de formes variées dont plusieurs mériteraient une description individuelle. A mon grand regret n'ayant pu étudier sur les pièces le pelvis des *Megatherium*, *Mylodon*, *Glyptodon*, mais seulement celui d'un Tatou et d'un Paresseux, je signalerai seulement ce trait commun que chez tous l'ilion, bien développé, et souvent élargi transversalement un peu comme chez les Éléphants (Paresseux, *Megatherium*, *Mylodon*), s'articule très largement avec la colonne dont il absorbe souvent plusieurs des vertèbres présacrées étendant ainsi en avant le domaine du sacrum. L'ischion, assez fort dans sa portion dorsale, se fusionne par l'extrémité caudale de celle-ci avec certaines vertèbres post-sacrées qui, soudées elles-mêmes entre elles et avec le sacrum, allongent d'autant ce dernier. La branche ascendante de l'ischion est au contraire relativement grêle, même dans les grands fossiles, et vient se souder avec le pubis également mince, en une symphyse assez étendue transversalement, mais courte d'avant en arrière et qui est placée un peu en arrière de l'acétabulum, mais jamais à une aussi grande distance que dans les Insectivores et les Pinnipèdes.

Dispositions du bassin en rapport avec son rôle dans la parturition et son développement ontogénique. — Nous avons surtout considéré le bassin jusqu'ici comme appareil de soutien et comme lieu d'insertion pour les muscles des membres. Avant d'étudier ces derniers, il convient de préciser ce que le bassin doit à son rôle dans l'accouchement et au développement spécial de la région pelvienne chez les Mammifères.

a. *Suture médiane des éléments ventraux, symphyse.* — Dans les Mammifères où le pubis et l'ischion d'un côté s'unissent sur la face ventrale à leurs similaires du côté opposé pour former la symphyse pelvienne, le mode de jonction de ces os est assez variable. Tantôt la suture s'opère par l'intermédiaire d'une lame plus ou moins épaisse de fibro-cartilage qui ne s'ossifie jamais, et qui, chez les femelles, est susceptible de s'élargir plus ou moins, un peu avant l'accouchement, de manière à faciliter la sortie du fœtus. Cette disposition est assez marquée chez la Femme, mais elle atteint une importance extrême chez le Cobaye où la

largeur du bassin est beaucoup plus faible que le plus petit diamètre de la tête du fœtus, et Owen a signalé l'écartement incroyable que présentent les pubis immédiatement avant le part. D'autres fois, la suture se fait encore par du fibro-cartilage, mais n'est pas écartée lors de la mise bas. Enfin dans certains cas, comme chez beaucoup d'Ongulés, les os en rapport se soudent entre eux d'une façon parfaite et sans laisser de traces de cette union. On a décrit dans la partie craniale de la symphyse un *os interpubien* pair (*Manis*, *Pteropus*) ou impair (*Bradypus*, *Cholœpus*, *Dasypus*, Chiroptères) et que l'on a parfois comparé aux os marsupiaux, mais qui est plus probablement une ossification épiphysaire du pubis, de même que l'on trouve chez *Halmaturus*, un os interischial impair formé par l'ossification du cartilage épiphysaire qui entoure le bord postérieur du bassin, mais qui ne se soude pas à l'ischion.

b. *Rapports du plancher pelvien avec le sinus urogénital.* — Chez tous les Mammifères le plancher pelvien osseux contracte des rapports étroits avec le sinus urogénital, portion impaire et commune des voies excrétrices de l'urine et des voies génitales qui n'existe que chez les Mammifères, mais se rencontre chez tous, Monotrèmes compris. Le sinus urogénital ou les parties qui en dérivent (urètre et vagin des femelles, urètre prostatique des mâles) se placent contre la face interne du plancher pelvien qu'ils suivent dans toute sa longueur et dont ils épousent par conséquent la direction et à peu près les dimensions longitudinales. Chez l'Homme où le plancher pelvien est court et de direction presque verticale, ces parties se placent aussi à peu près verticalement et, à cause de la brièveté de la symphyse et de la hauteur de l'arcade pubienne, l'orifice urogénital femelle, qui est toujours situé au niveau du bord caudal de la symphyse se rapproche de la face ventrale du corps plus qu'il ne le fait chez aucun autre Mammifère.

Chez l'Éléphant où le plancher pelvien, assez long, est oblique de haut en bas et d'avant en arrière (fig. 122), il en résulte un déplacement de l'orifice urogénital femelle qui a donné lieu, autrefois, à une méprise de la part d'anatomistes très qualifiés cependant. En effet, grâce à la direction du plancher pelvien et à sa longueur, son bord caudal se trouve reporté assez bas entre les cuisses. L'orifice génital femelle qui répond justement à l'ouverture du sinus urogénital est ainsi fort abaissé et très éloigné de l'orifice rectal qui, lui, garde sa position ordinaire, immédiatement en dessous de la colonne vertébrale ou de la racine de la queue. Aussi les anatomistes du XVII[e] siècle qui observèrent les premiers des Éléphants femelles, vivants, les prirent pour des mâles, confondant le clitoris, saillant au moment de la miction, avec le pénis. L'examen du cadavre

permit de rétablir aisément la vérité, mais le souvenir de cette erreur anatomique peut être rappelé pour bien mettre en évidence le rapport que cette disposition atteste entre deux formations aussi indépendantes en apparence l'une de l'autre que le sinus urogénital et le plancher pelvien.

c. *Les divers modes d'accouchement.* — Les rapports des voies urogénitales avec le plancher pelvien, et la forme du périnée résultant à la fois de la disposition de l'arcade qui termine le plancher pelvien en arrière et de l'orientation des ischions, font que, dans son expulsion, le fœtus ne suit pas un trajet absolument uniforme.

Là où l'arcade urogénitale placée derrière un pubis court est bien développée, le fœtus passe sous cette arcade, en avant des ischions (*part ante-ischiatique*, JOULIN), comme chez la Femme, qui offre l'exemple le plus typique de cette parturition, laquelle se retrouve d'ailleurs, jusqu'à un certain point, chez les animaux à symphyse courte (Edentés, certains Insectivores, Chiroptères). Lorsque cette arcade est très peu développée et la symphyse longue, mais le plancher pelvien plat ou légèrement concave, comme chez les Gorilles, et chez beaucoup d'Ongulés, le part est *inter-ischiatique*. Enfin lorsque le plancher pelvien est plus étroit, que l'arcade urogénitale manque, le bord postérieur de la symphyse n'étant pas échancré, mais transversal, les tubérosités ischiatiques sont presque sur le même plan que le plancher pelvien, il y a part *rétro-ischiatique* comme chez beaucoup de Singes, la Jument, l'Éléphant, beaucoup de Carnassiers (JOULIN).

Il ne faut pas oublier toutefois que le part n'est qu'une des conditions, et peut-être la moindre, de celles à qui doit répondre le bassin. Celui-ci doit être considéré surtout comme un anneau de soutien pour la musculature de la paroi ventrale du tronc, et comme le lieu de l'attache des membres postérieurs et de leurs insertions musculaires. C'est pourquoi des animaux dont le produit fœtal a des dimensions insignifiantes tels que les Marsupiaux, ont cependant un bassin ample et bien développé. Lorsque le bassin est trop petit pour le part, l'exemple de Cobaye montre comment il peut y être suppléé.

d. *Le bassin et son développement ontogénique.* Ces dispositions du bassin propres aux Mammifères (obliquité de l'ensemble, report du plancher pelvien en arrière de la cavité du tronc, rapports avec le sinus urogénital) sont liées avec le développement ontogénique de leur région pelvi-abdominale, développement caractérisé à la fois par le cloisonnement du cloaque interne et par un accroissement interstitiel très marqué, aussi bien des organes résultant de ce cloisonnement que des parois somatiques qui les entourent. Quels que soient les détails du processus

ontogénique, ce dernier se résume en ce que le cloaque interne sur lequel débouchent ventralement l'allantoïde, dorsalement l'intestin, se clive en deux par une cloison frontale progressant d'avant en arrière, et qui sépare peu à peu le rectum du sinus urogénital, en même temps que la terminaison des conduits génitaux se place d'abord entre ces deux conduits pour déboucher enfin dans le dernier.

Cette séparation de parties primitivement confondues dans le cloaque interne s'accompagne d'un accroissement interstitiel considérable des parties ainsi séparées. Me fondant sur des observations tératologiques, j'avais déjà soutenu, en 1892, que toute la partie colique du gros intestin dérivait du cloaque interne, ce qui a été récemment confirmé et étendu jusqu'à la partie terminale de l'iléon par un élève de Keibel (von Berenberg-Gossler, 1913). C'est également un accroissement interstitiel des parois somatiques entourant l'extrémité caudale du cloaque interne ou de ses dérivés, qui permet le grand allongement du plancher pelvien et son déplacement dans le sens caudal comme du reste l'obliquité de tout le bassin dans ce même sens. Mais l'accroissement de la partie terminale de la région pelvienne se fait sans que le cœlome se poursuive sur le plancher pelvien et la cavité viscérale ne dépasse guère le bord cranial du pubis, se contentant d'envoyer entre les différents viscères du petit bassin des culs-de-sac plus ou moins profonds, mais qui n'atteignent jamais la symphyse ischiale là où elle existe, loin de la dépasser comme ils le font chez les Urodèles, les Sauriens et les Crocodiles.

Par ce caractère, la cavité pelvienne des Mammifères s'éloigne beaucoup de celle des Urodèles, et si, comme chez ces derniers, c'est le bord cranial du pubis seul qui donne attache aux muscles de la paroi abdominale, il semble que, chez les Mammifères, la ceinture, en tant que limite et soutien de la cavité viscérale, se réduise au bord antérieur du pubis, complété par l'arcade crurale, ici ilio-pubienne. Tout ce qui est en arrière de ce bord abdominal du pelvis est comme une adjonction secondaire qui a entraîné en dehors de la cavité viscérale, en arrière, la terminaison des viscères qu'elle renferme.

En même temps, les muscles abdominaux s'arrêtant au bord cranial du pelvis ne recouvrent plus l'insertion des muscles pubo-ischio-fémoraux externes, et l'absence de toute portion de la cavité viscérale entre la racine des membres comme cela se rencontre chez quelques Sauropsidés et chez la Taupe permet, chez certains Mammifères à membres dressés, l'accolement et la fusion, au moins sous-cutanée, de la racine des deux cuisses, dispositions que l'on n'observe jamais chez les Oiseaux, ni chez les Reptiles.

Musculature. — Les muscles du bassin des Mammifères se distinguent de ceux des Sauropsidés par le grand développement que prennent les muscles fessiers, les muscles psoas et iliaques, par l'absence constante d'un ambiens, par la régression considérable qu'ont subi les muscles caudo-fémoraux. En dehors de ces caractères communs à tous les Mammifères, Monotrèmes compris, les muscles, considérés individuellement, présentent de grandes variations dans leur forme, leur étendue et même leur présence ou leur absence dans des groupes très voisins. Il serait hors de propos de suivre ces modifications pour chacun d'eux, d'autant plus que les homologies étant encore discutées et l'accord n'étant pas fait sur la véritable nature de certains muscles, cet exposé demanderait des détails d'une longueur disproportionnée avec la nature de cet ouvrage. Mais s'il y a discussion pour nombre de cas particuliers et si les auteurs ne s'entendent pas sur tel ou tel muscle, il est facile, si l'on envisage simplement les groupes musculaires et non plus leurs composants individuels un à un, de donner une description d'ensemble qui montre bien la disposition générale des muscles du bassin en même temps que leurs caractéristiques propres. Car si l'orientation et le fonctionnement du membre postérieur changent beaucoup dans certains types, ces modifications n'entraînent point des changements profonds dans les muscles, et les muscles pelviens des Chiroptères, bien que passés au service d'un membre devenu rampant presque comme celui des Sauriens, n'ont pas pris du tout pour cela, pas plus que le bassin lui-même du reste, des caractères reptiliens.

Muscles insérés à l'ilion. — Les muscles attachés à l'ilion se sont développés considérablement comme il était naturel avec l'orientation dressée du membre. Laissons de côté pour le moment les psoas iliaques qui se rattachent vraisemblablement au plancher pelvien, les autres muscles qui s'insèrent à l'ilion sont superficiels ou profonds. Les superficiels comprennent d'abord le couturier qui vient de l'épine iliaque antérieure et supérieure et se porte en dedans du genou au côté interne du tibia. Contrairement à celui des Oiseaux, il est bien séparé de la lame musculaire externe qui recouvre la cuisse et qui s'étend du bord antérieur et ventral de la crête iliaque à la ligne médiane dorsale du sacrum et du coccyx pour se porter de là sur le fémur et dans l'aponévrose externe de la cuisse ou *fascia lata.*

Cette grande lame musculaire, comparable à celle que l'on trouve chez les Oiseaux, se décompose comme celle-ci en un certain nombre de parties pouvant devenir distinctes et qui sont : le tenseur du fascia, le fessier superficiel et enfin le fémoro-coccygien. Le tenseur du fascia, attaché à l'extrémité antérieure et ventrale de

la crête iliaque, forme le tranchant antérieur de la cuisse, très prononcé chez les animaux à cuisse plate, parce qu'ils ont un ilion allongé et fort oblique. Le fessier superficiel ou grand fessier de l'Homme, inséré à la partie postérieure de la crête iliaque et à la ligne médiane sacrée vient se jeter sur la partie latérale et inférieure du grand trochanter, se continuant un peu au-dessous de ce dernier, sur la crête externe de la ligne âpre du fémur. Chez l'Homme ce muscle, très puissant, redresse le tronc sur la cuisse lorsque celle-ci est fixée par appui du membre sur le sol, et il se trouve être ainsi un des facteurs essentiels de la station verticale, c'est pourquoi il est si développé, et qu'en même temps son insertion se limite à la partie supérieure du fémur, de sorte que son bord inférieur est assez élevé comme le montre le pli fessier, caractéristique de l'Homme, qui lui correspond en partie. Chez d'autres animaux, tels que les Chevaux, il est relativement beaucoup moins développé ; toutefois il s'attache encore au fémur et en particulier à une portion de la lèvre externe de la ligne âpre, répondant à celle qu'il occupait chez l'Homme, mais développée ici en une saillie indépendante le *troisième trochanter*, en même temps qu'une partie de ses fibres va se perdre dans le fascia lata et contribuer à le tendre. Chez d'autres enfin, il perd pour ainsi dire toute ses attaches fémorales pour devenir simplement un muscle du fascia et il réalise ainsi à peu près ce que l'on voit chez les Oiseaux, où cependant il envoie aussi quelques fibres fémorales.

Le fémoro-coccygien qui est souvent représenté simplement par le bord caudal du fessier, devient dans certains cas indépendant et forme alors le muscle agitateur de la queue ou *paraméral* qui, prenant appui sur le fémur, meut la queue latéralement. Chez les Chevaux et beaucoup de Ruminants le muscle paraméral perd son attache fémorale pour se confondre avec le biceps, en même temps qu'il remonte un peu en avant ses attaches caudales de manière à arriver jusque sur le sacrum où il trouve un point d'appui plus solide, et fusionné avec le biceps, il forme le *long vaste*, muscle très puissant de la cuisse, qui, chez le Cheval joue un rôle important dans le mouvement de se cabrer.

Il ne faut pas confondre avec le fémoro-coccygien, tout à fait superficiel et s'insérant au bord dorsal de la queue, le caudo-fémoral situé plus profondément, au-dessous du nerf sciatique, et qui s'étend des premières vertèbres caudales (partie ventrale), ou de la tubérosité ischiatique, à la partie distale du fémur et qui existe chez certains Mammifères (Monotrèmes, Marsupiaux, Insectivores, Édentés, Chiroptères, chez *Mus decumanus*, *Genetta vulgaris*, *Hapale Jacchus*), où il est connu sous le nom de cruro-coccygien (Leche). Ce muscle, comme le pyramidal de l'Homme, représente les caudo-fémoraux des Vertébrés inférieurs.

Au-dessous de cette couche superficielle se trouvent les fessiers (*glutæi*), au nombre de deux ou de trois : le *moyen fessier*, le *petit fessier* et le *quatrième fessier* ou *scansorius.* Attachés à la face glutéale de l'ilion et au grand trochanter du fémur, les deux premiers ont un rôle variable suivant les rapports que présente leur insertion iliaque avec le trochanter. Lorsque cette insertion est placée, comme chez l'Homme,

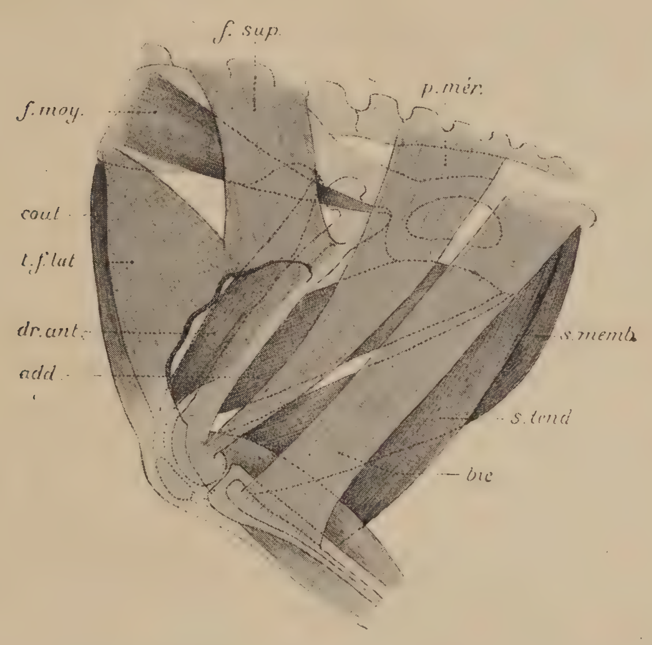


Fig. 130. — *Principaux muscles de la racine du membre postérieur* (Schéma).

add., adducteur ; — *bic.*, biceps ; — *cout.*, couturier ; — *dr. ant.*, droit antérieur ; — *f. moy.*, fessier moyen ; — *f. sup.*, fessier superficiel ; — *p. mér.*, paraméral ; — *t. f. lat.*, tenseur du fascia lata ; — *s. memb.*, semi-membraneux ; — *s. tend.*, semi-tendineux.

en avant et en dedans du trochanter, par suite de l'incurvation dans le sens ventral de la crête iliaque, (ainsi que cela arrive pour le petit et pour les faisceaux antérieurs du moyen fessier), ces muscles sont rotateurs en dedans de la jambe en même temps qu'extenseurs (les faisceaux postérieurs du *gl. medius*). Lorsque cette insertion est en avant et en dessus du trochanter comme chez les Ongulés, par exemple, ces muscles sont surtout extenseurs, et, s'insérant au bord caudal du trochanter sur l'extrémité dorsale de qui ils se réfléchissent pour ainsi dire, ils rétractent le fémur et maintiennent ouvert l'angle zono-stylique en même temps qu'ils écartent un peu la jambe en dehors.

Le quatrième fessier, plus profond, inséré sur le col de l'ilion et du

bord antérieur de l'acétabulum, puis au grand trochanter, paraît surtout un rotateur en dedans de la jambe.

Au bord ventral de l'ilion s'attache le muscle ilio-tibial que l'on observe dès les formes les plus inférieures tels que les Urodèles. Chez les Mammifères l'ilio-tibial, qui prend le nom de droit antérieur, naît sur le bassin par deux attaches, l'une au-dessus du sourcil cotyloïdien, l'autre à l'épine iliaque antérieure et inférieure ou a une petite dépression qui la remplace chez les Ruminants. De là, ce muscle passant librement au-devant des muscles vastes qui se rattachent à lui vers la rotule, parvient à cet os au delà duquel son tendon se prolonge pour aller s'unir à la crête du tibia. Avant d'arriver à la rotule il reçoit les fibres de muscles qui s'attachent au fémur et sont le plus souvent au nombre de deux : le *vaste interne* partant de la ligne âpre et enveloppant la face interne de l'os, le *vaste externe* né de la même ligne, mais entourant la face externe du fémur. Chez l'Homme un troisième faisceau musculaire, le *crural*, s'insère à la face antérieure ou dorsale du fémur et vient avec les trois précédents former le tendon épanoui dans lequel se place la rotule.

Il faut rattacher aussi à l'ilion le *biceps fémoral* qui, chez les Mammifères, perd cependant toute attache directe sur cet os, mais s'y relie par le grand ligament sacro-sciatique qui s'étend de l'ilion et du sacrum sur la tubérosité sciatique à l'extrémité la plus distale de laquelle il s'insère. Chez la plupart des Mammifères le biceps manque de chef fémoral. Chez certains d'entre eux (Pinnipèdes), il présente une disposition spéciale (voyez p. 262) et il offre chez certains Ongulés une liaison avec le fémoro-coccygien, comme on l'a dit ci-dessus.

Muscles du plancher pelvien. — Les muscles nés sur la face interne du plancher pelvien sont représentés chez les Mammifères d'abord par le groupe *psoas-iliaque* et par l'*obturateur interne.*

Le premier groupe comprend un large muscle attaché à la face iliaque de l'os (*m. iliaque*), et qui, passant au devant du bord cranial du pubis, va se fixer au bord interne du fémur un peu au-dessous de la tête, à une apophyse particulière, le petit trochanter ou trochanter médial. A ce niveau il se confond avec un muscle qui suit son bord interne, pénètre dans le petit bassin et remonte s'insérer jusque sur les vertèbres lombaires, le *m. grand psoas.* On peut penser que ce dernier n'est qu'une différenciation du premier, résultant de l'isolement d'une partie de ses fibres qui, dépassant le pelvis, auraient envahi la face antérieure de la colonne vertébrale. Ces deux muscles sont des fléchisseurs de la cuisse ou, chez les Quadrupèdes, des protracteurs du fémur ; lorsque le membre est fixé, comme chez l'Homme dans la station debout, ils peuvent incliner le tronc en avant. Ils sont accompagnés d'un muscle voisin du

grand psoas, le *petit psoas*, qui, partant de la colonne, au voisinage du grand posas s'arrête sur le bord cranial du bassin. Peu développé chez l'Homme il devient très fort chez certains Carnivores où il contribue à produire les mouvements ventraux du bassin, c'est-à-dire à courber ventralement la colonne vertébrale. L'*obturateur interne*, qui abandonne la cavité pelvienne par le bord opposé à celui par où sortent les précédents, s'attache au pourtour du trou obturateur sans s'étendre jusque sur le plancher pelvien proprement dit (lame symphysaire) qu'il laisse nu, contrairement à ce que fait le pubo-ischio fémoral interne des Sauriens ; puis, se réfléchissant d'arrière en avant sur la petite échancrure sciatique (Homme), il vient s'attacher au grand trochanter en confondant son tendon avec celui de deux muscles satellites, les jumeaux, qui se placent cranialement et caudalement à lui, en s'insérant sur la face externe de l'ischion, au point même où l'obturateur passe sur cette face après sa réflexion. Par son insertion fémorale l'obturateur interne se rapproche des autres muscles de la face externe du pelvis et sa fonction sera signalée en même temps que la leur.

Les muscles nés de la face ventrale du plancher pelvien comprennent, avec le couturier qui s'en est détaché de bonne heure pour prendre des insertions iliaques, le droit interne et les muscles ischio-tibiaux, puis les adducteurs. Le *droit interne* ou *grêle* (*m. gracilis*) est le plus superficiel des muscles internes de la cuisse et s'attache avec son similaire du côté opposé sur la ligne symphysaire elle-même, suivant dans son développement celui de cette dernière et devenant large et fort chez les Ongulés par exemple où elle est longue, plus étroit chez l'Homme où elle est courte. Chez les Monotrèmes les muscles droits internes prolongent leurs attaches en avant même de la symphyse, sur les os marsupiaux et l'aponévrose des obliques et s'entrelacent même sur la ligne médiane, confondant leurs fibres comme cela arrive à la ceinture thoracique pour le m. pectoral chez les Chevaux.

Les muscles ischio-tibiaux (*m. demi-membraneux* et *m. demi-tendineux*) s'attachent à la tubérosité de l'ischion un peu en dedans du muscle biceps. Le demi-membraneux est le plus extérieur et confond son insertion pelvienne avec celle du biceps ; le demi-tendineux s'insère un peu plus en dedans et plus cranialement. Ces deux muscles forment chez les Quadrupèdes le bord caudal de la cuisse, ou son tranchant postérieur, en étant sur celui-ci la contre-partie du tenseur du fascia lata en avant. Ce sont eux qui forment en arrière la rondeur de la croupe souvent confondue avec la fesse, mais bien différente en réalité puisque la courbe fessière est marquée par le grand fessier s'insérant dans le tiers supérieur du fémur, tandis que celle-ci est formée par les ischio-tibiaux qui non

seulement s'insèrent sur le tibia, (le demi-membraneux s'étend jusque sur le condyle interne du fémur), mais encore descendent sur ce dernier beaucoup plus bas qu'ils ne le font chez l'Homme. Chez celui-ci en effet la forme des parties osseuses et musculaires, corrélativement à la station debout, est bien différente comme on l'a déjà vu pour le bassin, et les ischio-tibiaux en particulier, au lieu de former le bord postérieur de la cuisse sont situés sur le bord interne de sa face postérieure dont le biceps forme le bord externe. Ces muscles s'attachent très près de la tête du tibia et la position moyenne des deux premiers segments osseux du membre étant en ligne droite au lieu de former un angle, ils deviennent parallèles au fémur loin de lui être presque perpendiculaires comme ils le sont chez les Ongulés où ils comblent presque parfaitement l'angle stylo-zeugopodique toujours largement ouvert.

Les muscles adducteurs situés plus profondément comprennent le pectiné et les trois adducteurs qui s'insèrent depuis la surface pectinéale du pubis jusque vers la tubérosité ischiale en suivant une ligne plus ou moins courbe qui entoure, à quelque distance, la moitié inférieure (Homme) ou caudale (Quadrupèdes) du trou obturateur et qui viennent s'attacher à la face postérieure du fémur, (ligne âpre) jusque sur le condyle interne. On a déjà vu que chez les Singes cette insertion place les points fixes des différents adducteurs à peu près également de part et d'autre du fémur. Il en est de même chez l'Homme, mais chez celui-ci la position moyenne du fémur étant verticale et non oblique par rapport à l'horizon, les oscillations du fémur autour de sa position moyenne sont moins étendues dans le sens antéro-postérieur, la courbe d'attache des pectiné-adducteurs est moins longue, la cuisse est d'autant plus raccourcie d'avant en arrière et prend l'aspect conique, arrondi sur la coupe transversale, qui diffère tant de la cuisse plate des Singes et des Quadrupèdes.

Cette forme arrondie de la cuisse tient en outre chez l'Homme à la brièveté de la symphyse. En effet les muscles qui s'insèrent à celle-ci et accolent pour ainsi dire les deux cuisses l'une à l'autre le long de cette insertion, étant moins étendus par suite de sa brièveté, l'accolement est réduit à une courte longueur en arrière de laquelle les racines des membres s'écartent de nouveau. La ligne symphysaire ne donne attache chez l'Homme qu'au petit et au moyen adducteur ainsi qu'au droit interne, très étroit, tandis que chez les Quadrupèdes et les Singes le grand adducteur s'y attache aussi et le droit interne est fort étendu d'avant en arrière. Aussi les cuisses sont-elles aplaties du côté interne et accolées entre elles à leur racine sur une assez grande longueur.

Plus profondément par rapport aux adducteurs et aux ischio-tibiaux

se trouve un muscle assez fort, le *carré crural*, qui s'étend de la face externe de l'ischion au bord postérieur du grand trochanter. Ce muscle se rattache par ses insertions fémorales à divers autres, dont on a déjà en partie parlé, c'est-à-dire à l'obturateur interne accompagné des deux jumeaux, et à l'*obturateur externe* qui, né sur le pourtour du trou obturateur, à la face externe du pelvis, rassemble ses fibres en un faisceau qui s'appuie sur le col du fémur en le contournant plus ou moins et vient s'insérer au fond de la dépression digitale située à la face postérieure du fémur entre la base du col et le grand trochanter. Enfin reste un dernier muscle, le *pyramidal* ou *piriforme*, qui, né de la face ventrale des deux premières vertèbres sacrées, passe par la grande échancrure sciatique et vient s'insérer au voisinage des précédents. Ce dernier muscle est le seul représentant des caudo-fémoraux des Reptiles, bien dégénéré en volume et en importance, et qui a transporté ses insertions vertébrales bien en avant du point où elles se faisaient chez ces derniers. Il appartient donc à un groupe à part, mais en raison de sa faible importance fonctionnelle et de ses connexions étroites avec les précédents, il est inutile de l'exposer à part.

Tous ces muscles : obturateur interne et jumeaux, carré crural, pyramidal et obturateur externe, forment le groupe désigné autrefois sous le nom de muscles pelvi-trochantériens, groupe hétérogène comme le montre bien la présence du pyramidal non pelvien chez les Reptiles, et aussi celle de l'obturateur externe qui au lieu d'être innervé comme les autres par le n. sciatique reçoit ses nerfs du plexus crural comme les adducteurs et est quelquefois décrit avec eux. Mais le groupement étroit de ces muscles les uns à côté des autres en fait les instruments d'une même fonction qui est, avant tout, chez les Quadrupèdes de maintenir le degré d'ouverture de l'angle zono-stylique plus que de rétracter le fémur, car leur longueur est trop faible pour qu'ils puissent avoir une action bien sensible sous ce rapport, tandis que leur rôle dans le maintien de l'angle pelvien et dans la limitation de la protraction du fémur est indubitable. La réflexion de l'obturateur interne sur la petite échancrure sciatique lui donne pour cela une grande valeur, et à cause de son enroulement sur le col fémoral, l'obturateur externe est aussi un muscle réfléchi. Enfin leur rôle est aussi le même chez l'Homme dans la station verticale, mais comme l'angle zonostylique est nul chez lui, ce n'est pas sur le fémur qu'ils agissent, mais bien sur le bassin qu'ils maintiennent de façon à coopérer avec le grand fessier à la station verticale. C'est du reste un rôle qu'on ne paraît guère avoir envisagé, les regardant surtout comme des rotateurs en dehors de la jambe, fonction indubitable lorsque le fémur n'est pas employé à soutenir le tronc et que le membre postérieur est libre, mais qui ne peut

s'exercer pendant le soutien, tandis qu'à ce moment leur rôle dans le maintien du bassin et du tronc dans le sens vertical paraît incontestable.

Muscles abdominaux. — Le bassin des Mammifères offre naturellement avec les muscles de la paroi abdominale des rapports un peu différents de ceux observés chez les Sauriens. Pour ce qui regarde l'ilion, ces rapports dépendent surtout du plus ou moins grand développement de la crête iliaque du côté ventral. Là où cette crête est bien développée, comme chez l'Homme, sa partie ventrale se place pour ainsi dire sur le trajet des muscles obliques qu'elle interrompt ou auxquels elle sert d'insertion. C'est ainsi que l'oblique externe s'insère sur toute la moitié ventrale de cette crête, de même que l'oblique interne en dedans de lui, mais tous les deux sur le bord de la face glutéale, tandis que le *transverse de l'abdomen* s'attache sur une étendue correspondante du bord de la face iliaque de l'os. A partir de l'épine iliaque antérieure et supérieure ces trois muscles de la paroi abdominale cessent d'adhérer à l'os iliaque et au bord antérieur du bassin qui lui fait suite, et leur bord caudal se confond dans une bande aponévrotique, continue, tendue de l'épine iliaque à l'épine du pubis située à l'extrémité craniale de la symphyse correspondante, c'est l'*arcade crurale* ou *ligament de Poupart* ou encore *ligament ilio-pubien*. De l'arcade crurale se détache un faisceau dirigé caudalement vers le tubercule ilio-pectiné auquel il s'attache, et qui divise l'interstice laissé entre le bord du bassin et l'arcade, en deux parties : l'une latérale, qui loge les muscles psoas et iliaque, l'autre médiale (*anneau crural*) qui donne passage à l'artère et à la veine fémorales. La moitié dorsale de la crête iliaque donne attache sur sa face externe ou glutéale au grand fessier et au grand dorsal, deux muscles des membres, et sur sa face interne ou sacrée, par sa partie la plus dorsale, aux muscles du rachis (*sacro-lombaire*, *transversaire épineux*) et, dans sa partie la plus ventrale, bien que toujours en arrière du sommet de sa courbe, au *carré* des lombes qui s'insère immédiatement en dedans des muscles de la paroi abdominale.

Chez les animaux où la crête iliaque est peu développée du côté ventral, comme chez le Chien, elle reste pour ainsi dire en dehors de l'attache des muscles de l'abdomen à qui elle fournit seulement un point d'insertion très limité, au niveau de son angle externe ou latéral, correspondant à l'épine iliaque antérieure et supérieure. Les muscles abdominaux prennent appui en ce point pour s'écarter immédiatement de l'os en formant l'arcade crurale, très longue en général, corrélativement à la longueur de l'ilion. Toutefois l'arcade crurale n'est pas toujours aussi

forte que chez l'Homme et parfois elle peut à peine être isolée sous la forme d'un ligament ilio-pubien individualisé, mais celui-ci est représenté par le bord caudal des muscles abdominaux toujours tendu entre l'épine iliaque antérieure et supérieure et l'épine du pubis, qu'il soit ou non renforcé par des trousseaux fibreux indépendants. Chez ces animaux la crête iliaque ne donne insertion, en dehors des fessiers, qu'aux muscles du rachis et au sacro-lombaire qui est parfois très développé.

II. — Ceinture pectorale et thorax

Chez tous les Mammifères, Monotrèmes compris, la ceinture pectorale est toujours séparée du thorax qui est formé exclusivement par les côtes et par le sternum.

Cette constitution du thorax a une importance considérable, car en rendant la cage thoracique indépendante de la ceinture, elle lui permet une mobilité qui, jointe à l'action du diaphragme, assure une ventilation parfaite des poumons. En même temps le cloisonnement de la cavité viscérale présente des caractères spéciaux, propres aux Mammifères et qui contribuent à les bien séparer des autres Tétrapodes. C'est pourquoi une brève description du thorax est d'abord nécessaire.



Fig. 131. — *Sternum de Baleine.* Balæna mysticetus, d'après Flower.

Thorax. — A la partie ventrale du thorax le sternum résulte de la fusion sur la ligne médiane des deux bandes cartilagineuses qui, chez l'embryon, unissent entre elles les extrémités distales des côtes du même côté. De là une dualité primitive qui se traduit parfois chez l'adulte par des fentes, des fissures ou des fenêtres médianes normales ou tératologiques. Il n'est jamais large et losangique comme chez les Sauriens, mais étroit et plus ou moins allongé. Chez les Cétacés seulement, il est assez large, triangulaire à sommet tourné caudalement, et cette largeur est sans doute compensatrice du faible développement de la partie costale du thorax correspondante, qui ne comprend souvent qu'une seule paire de côtes. Chez les autres Mammifères le sternum est toujours étroit, mais sa longueur est très variable. Chez tous il se divise en trois parties : le *manubrium* ou *présternum* qui porte la pre-

mière côte et donne aussi souvent insertion à la moitié craniale de la deuxième. Le *mésosternum* qui répond à l'insertion des côtes suivantes, le *xiphisternum*, saillant en arrière, et qui n'a plus de rapports avec les côtes.

Le présternum est souvent assez large, surtout du côté cranial (Homme) ; d'autres fois il est au contraire étroit et saillant en avant comme une proue de navire (Cheval). Il s'articule avec la clavicule lorsqu'elle existe et l'on trouve entre eux deux petites pièces cartilagineuses distinctes, l'une appliquée immédiatement contre lui, et en rapport du côté externe avec la seconde pièce cartilagineuse qui le réunit avec la clavicule. La première a reçu de W. K. Parker le nom d'*omosternum*, la seconde celui de *précoracoïde*. D'autres auteurs considèrent la première comme représentant la partie latérale de l'épisternum des Reptiles (Gegenbaur), mais ces homologies ne sont point encore établies avec certitude. Chez l'Homme on appelle *suprasternalia* les omosternum de Parker, et l'on regarde comme l'extrémité cartilagineuse de la clavicule son prétendu précoracoïde. L'incertitude qui règne encore sur la valeur des différents points d'ossification que peut présenter un os chez les Mammifères et sur laquelle nous insisterons plus loin (p. 513), explique comment les homologies de ces diverses pièces prêtent à tant de controverses. Le mésosternum est souvent segmenté en une série de pièces consécutives appelées autrefois *sternèbres* et qui répondent chacune à une paire de côtes, laquelle s'insère le plus souvent entre deux sternèbres.

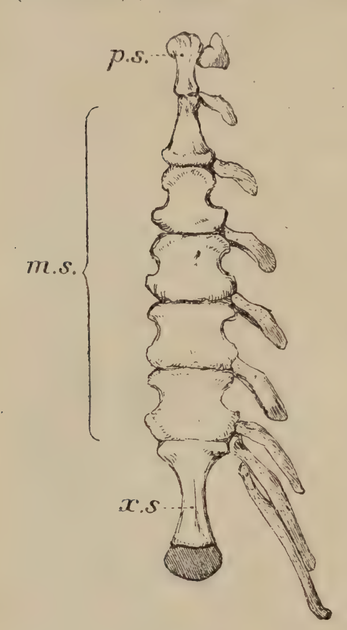


Fig. 132. — *Sternum de Cerf*, Cervus elaphus, d'après Flower. *m.s.*, mésosternum ; — *p. s.*, présternum ; — *x. s.*, xiphisternum.

Cependant chez certains animaux les côtes peuvent aussi s'insérer au milieu de la sternèbre, et cela arrive toujours pour la dernière sternèbre qui peut porter deux ou même trois paires de côtes.

Les côtes sont en nombre très variable, puisque de treize paires en moyenne, elles peuvent atteindre le chiffre de vingt-quatre paires (*Cholœpus*) ou descendre à celui de neuf (*Hyperoodon*). On appelle *côtes vraies* celles qui s'insèrent au sternum, *fausses côtes* celles qui n'atteignent pas cet os, mais recourbent leur extrémité distale en avant

pour aller s'appuyer par elle les unes sur les autres et sur la dernière côte vraie. Enfin, il existe toujours une ou deux paires de côtes dont l'extrémité distale cartilagineuse ne s'unit pas à celle des côtes voisines, mais se perd dans les chairs : ce sont les *côtes flottantes*.

Côtes vraies et fausses côtes comprennent toujours deux parties : l'une dorsale ou vertébrale, l'autre ventrale ou sternale. La partie vertébrale présente une extrémité proximale à deux têtes séparées l'une de l'autre par un cou : la tête proprement dite, qui s'articule sur le corps vertébral, et en général avec deux vertèbres consécutives au niveau de leur intervalle articulaire ; la tubérosité, simple saillie dorsale de la côte qui s'articule avec l'apophyse transverse de la vertèbre située en arrière de celle avec qui la tête s'articule. L'une ou l'autre de ces têtes peut manquer ou être remplacée par un simple ligament. Chez certaines espèces (Tatou), la partie sternale de la première est très courte et confondue avec la partie dorsale qui paraît ainsi s'articuler directement avec le manubrium. Partout ailleurs les côtes présentent une partie sternale, plus ou moins étendue, qui peut rester cartilagineuse toute la vie (Homme), ou qui s'ossifie dans la plus grande partie de son étendue (Tatous). Entre la partie vertébrale et la partie sternale de la côte, toutes deux ossifiées, il existe chez les Monotrèmes, une partie intermédiaire (fig. 140), cartilagineuse, comme chez certains Reptiles.

Les cartilages costaux des fausses côtes, obliquement imbriqués les uns sur les autres, forment à la cage thoracique un rebord postérieur continu, s'étendant du mésosternum jusqu'à la dernière fausse côte. Ce rebord qui limite l'orifice postérieur du thorax est plus ou moins écarté de son similaire du côté opposé, et par suite plus ou moins oblique sur l'axe du corps, suivant que le nombre des fausses côtes est plus ou moins grand. En même temps, le plan mené par l'orifice postérieur du thorax est lui-même plus ou moins oblique sur cet axe, se rapprochant d'autant plus d'un plan transversal qu'il y a moins de fausses côtes. Bien que le thorax diffère assez par sa forme chez les divers Mammifères et se montre aplati, tantôt latéralement (comprimé), ou bien de bas en haut (déprimé), ou régulièrement globuleux, il est toujours chez les Mammifères beaucoup plus régulièrement cylindrique ou en forme de tonneau que chez les Sauriens, et jamais aplati dans sa moitié abdominale comme chez ces derniers. En effet chaque côte décrit chez les Mammifères une courbure peu différente de celle de ses voisines, et il n'y a jamais entre elles l'opposition que l'on remarque chez les Sauriens où les côtes vraies ont une courbure très fermée pour enclore en dessous la cavité thoracique, tandis que les fausses côtes sont à peine courbées ventralement et

restent plutôt horizontales, disposition utilisée dans le Dragon volant pour la formation du parachute

La cavité du tronc est divisée par le diaphragme en deux parties, l'une craniale ou supérieure (Homme) située en avant ou au-dessus du diaphragme, l'autre caudale ou inférieure située en arrière de ce muscle. La première répond approximativement à la partie sternale du thorax en rapport avec les côtes vraies, elle est cependant un peu moins étendue parce que la cloison diaphragmatique n'étant pas transversale, mais en forme de voûte convexe du côté cranial, la cavité abdominale proémine un peu dans la cavité thoracique telle qu'elle est limitée par les os. D'autre part cette dernière s'étend sur les côtés et dorsalement un peu au-delà du sternum parce que le diaphragme s'attache généralement au rebord des fausses côtes, et que du côté dorsal il s'insère d'une part à une ligne fibreuse formant deux arcades consécutives, l'une interne sous laquelle passe le psoas, l'autre externe sous laquelle glisse le carré des lombes, et d'autre part à la colonne lombaire par ses piliers charnus entre lesquels passe l'aorte. Les attaches périphériques du diaphragme suivent donc à peu près le contour de l'orifice postérieur du thorax, tel qu'il est limité par la base de l'appendice xiphoïde, le rebord des fausses côtes et l'arcade fibreuse qui en est la continuation du côté dorsal. Pourtant elles sont un peu plus craniales chez le Bœuf où le dernier espace intercostal, au moins, et quelquefois l'avant-dernier, est en arrière du diaphragme.

Il résulte de l'insertion du diaphragme sur l'orifice postérieur du thorax une disposition variable de la cloison diaphragmatique suivant la forme de cet orifice. Dans les animaux où le sternum est long et où les vraies côtes sont nombreuses, l'orifice thoracique postérieur est peu oblique de bas en haut et d'avant en arrière et il tend à se rapprocher de la transversale sans y atteindre jamais. Lorsque le sternum est court et les fausses côtes nombreuses, il devient au contraire presque horizontal comme c'est le cas chez les Cétacés et les Siréniens. Mais à cause de la voussure du diaphragme, la cavité abdominale s'enfonce toujours plus ou moins dans la cavité thoracique et les fausses côtes forment toujours une partie de la paroi de l'abdomen dont elles soutiennent les viscères. D'autre part l'échancrure laissée libre entre les fausses côtes du côté droit et celles du côté gauche favorise l'extension dans le sens cranial de la paroi molle de l'abdomen, permettant ainsi l'ampliation de la cavité abdominale dans certains états physiologiques et favorisant le jeu des muscles droits de l'abdomen, si importants dans certains mouvements et dans le maintien de l'arcature de la colonne vertébrale chez les Quadrupèdes.

Les conditions qui règlent la forme du thorax chez les Mammifères sont très nombreuses. Sans prétendre les examiner toutes on peut signaler d'abord les suivantes : conditions de nutrition, d'équilibration du corps, de mobilité du tronc, enfin de fonctionnement des membres antérieurs. Les conditions de nutrition se comprennent d'elles-mêmes ; elles ne sont que l'expression à propos du thorax de l'influence de la nutrition sur le développement de la cavité viscérale. On peut noter à ce point de vue le développement très considérable de la cavité thoracique des grands Singes par rapport à celle de l'Homme.

L'équilibration de l'animal exige d'une manière générale un diaphragme plutôt frontal ou horizontal chez les Quadrupèdes, plutôt transversal chez les Bipèdes et Wood Jones a montré (1913, p. 314) que les Kanguroos ont un diaphragme beaucoup plus transversal que les autres Marsupiaux.

Chez l'Homme elle détermine aussi un déplacement assez curieux du thorax par adaptation à la station debout. En effet le thorax s'étend en arrière de chaque côté de la colonne vertébrale, qui se trouve ainsi placée presque au milieu de la cage thoracique, tandis que partout ailleurs, même chez les Singes Anthropoïdes, elle est presque entièrement du côté dorsal de celle-ci. Le rapport de la forme du thorax avec l'équilibre du corps est très intéressant chez les Cétacés où le diaphragme, presque horizontal, permet au poumon de s'étendre longuement en arrière et de constituer un véritable flotteur.

La mobilité ou la flexibilité du tronc comportant un nombre plus grand de vertèbres lombaires, s'allie d'habitude à un thorax plus court. Quand au fonctionnement des membres antérieurs, son influence sur la constitution du thorax est très grande, celui-ci devenant carené, c'est-à-dire aplati latéralement, lorsque les membres antérieurs (y compris l'omoplate qui ne peut en être séparée), sont tout entiers dans un plan parasagittal, comme chez les Quadrupèdes coureurs, ou bien aplati dorso-ventralement lorsque le membre et l'omoplate sont dans un plan frontal ou horizontal comme chez les Chiroptères. On reviendra sur ces faits, à propos de l'orientation des membres. Il suffit de les avoir indiqués en même temps que les autres conditions signalées ci-dessus, pour montrer de combien de circonstances la structure du thorax dépend, et pour faire comprendre la complexité du problème que présente la formation de la cavité thoracique. Il faut donc se garder de ne rapporter cette formation qu'à l'une quelconque des conditions mentionnées, alors même qu'elle paraîtrait devoir être prépondérante, et il ne faut pas s'étonner si un thorax qui paraîtrait devoir réaliser l'une des formes principales indiquées en réalise cependant une autre. C'est à l'in-

fluence d'une condition moins apparente que la première, mais très importante cependant, qu'il le doit, et l'interprétation d'une forme thoracique, comme du reste celle de toutes les formes organiques, loin de pouvoir être tranchée par la considération d'une seule cause, exige toujours l'examen judicieux et discriminatif de toutes les conditions ou de toutes les causes auxquelles l'animal a été soumis. Là comme ailleurs c'est jouer au hasard que de vouloir trancher une question par l'examen d'une seule des parties en présence, par la considération d'un point de vue unique.

En dehors du caractere commun fourni par l'identité de structure de la cage thoracique, caractère sur l'importance duquel on ne saurait d'ailleurs trop insister, car il est en rapport avec la perfection des mouvements respiratoires et par suite avec le taux élevé de la nutrition, il y a chez les Mammifères deux types bien différents de ceinture thoracique : le type général, celui des Euthériens, et le type particulier aux Monotrèmes.

Ceinture pectorale des Euthériens. — Cette ceinture se compose d'un scapulum accompagné le plus souvent d'une clavicule. Le scapulum est appliqué contre la face externe du thorax et forme la partie dorsale de la ceinture. Il existe souvent seul, notamment chez les Quadrupèdes coureurs, ou adaptés principalement à la marche. La clavicule forme la partie ventrale de la ceinture, mais il ne faut pas oublier qu'elle appartient à la ceinture secondaire. La partie ventrale de la ceinture des Sauropsidés, c'est-à-dire la lame coracoïdienne, manque chez les Mammifères, ou y est représentée seulement par quelques osselets du pourtour de la cavité glénoïde. La clavicule existe chez les Primates, les Chiroptères, les Insectivores, beaucoup d'Édentés, quelques Rongeurs, quelques Carnivores où elle est toujours rudimentaire, n'arrivant ni jusqu'au sternum, ni jusqu'à l'acromion et étant réduite à une baguette osseuse enfoncée dans les chairs. Elle manque tout à fait aux Pinnipèdes et aux Cétacés, ainsi qu'aux Ongulés actuels.

Scapulum. — Le scapulum est une lame plane ou légèrement incurvée, de forme triangulaire. Il présente une face interne ou viscérale appliquée contre le thorax et souvent un peu concave pour mieux s'y adapter et une face externe munie d'une crête saillante, l'épine de l'omoplate, qui la divise en deux parties : la fosse sus-épineuse en avant, la fosse sous-épineuse en arrière. L'épine s'accroît régulièrement du bord dorsal vers l'angle articulaire ou ventral du scapulum qu'elle n'atteint pas, mais au-dessus duquel elle se prolonge d'habitude en une saillie plus ou moins développée, souvent étendue en forme de voûte sur la cavité articulaire,

l'*acromion*. L'acromion se divise parfois à son extrémité distale en deux branches divergentes, l'une dirigée en avant et qui va s'articuler avec la clavicule forme l'acromion proprement dit, l'autre dirigée en arrière et qui sert à l'insertion du deltoïde dans certaines conditions, s'appelle le *métacromion*. Ces deux branches se rencontrent simultanément chez certains Insectivores, mais lorsque la clavicule manque, l'antérieure fait aussi défaut, tandis que le métacromion persiste comme on le voit chez les Lapins et chez les Carnivores.

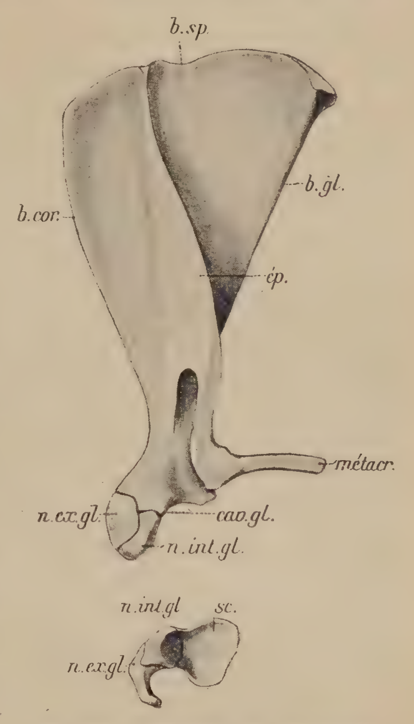


Fig. 133. — *Omoplate gauche et cavité glénoïde de Lapin.*

b. cor., bord coracoïde ; — *b. g.*, bord glénoïde ; — *b. sp.*, bord spinal ; — *cav. gl.*, cavité glénoïde ; — *ép.*, épine de l'omoplate ; — *métacr.*, métacromion ; — *n. int. gl.*, noyau intra-glénoïdien (coracoïde) ; — *n. ex. gl.*, noyau extra-glénoïdien (procoracoïde) ; — *sc.*, scapulum.

Dans la plupart des cas, l'épine de l'omoplate peut être considérée comme suivant exactement l'axe fonctionnel de cet os et cela est utile à savoir lorsqu'on veut rapidement trouver cet axe pour étudier les angles que font entre eux les divers segments du membre et la ceinture.

Le bord dorsal de l'omoplate est voisin de la colonne vertébrale (*bord spinal*) ; le bord antérieur ou cranial (*bord coracoïdien*) se dirige vers la cavité glénoïde, mais avant d'y arriver, il rencontre une saillie, l'apophyse coracoïde, dont il est séparé dans certains cas (Homme), par une échancrure (*échancrure coracoïdienne*); le bord caudal tombe directement sur le pourtour de la cavité articulaire (*bord glénoïdien*). Des trois angles, deux sont dorsaux : l'un, cranial, réunit le bord coracoïdien et le bord spinal, l'autre, caudal, est formé par la rencontre du bord spinal et du bord glénoïdien. L'angle ventral est tronqué par la cavité glénoïde qui l'occupe. Le bord spinal de l'omoplate est souvent prolongé par une lame cartilagineuse, le suprascapulum, particulièrement développée au niveau de l'angle caudal.

Au-dessus de la cavité glénoïde l'omoplate s'épaissit en une tige prismatique courte, à arêtes mousses, qui se continue graduellement dans la lame scapulaire, et dans l'épine, et qui devient plus mince et plus

étroite immédiatement au-dessus de la cavité articulaire. pour former un col. Sur le bord coracoïdien se trouve l'apophyse coracoïde, en forme de bec de corbeau, à pointe dirigée ventralement. A. SABATIER la compare au procoracoïde, parce qu'elle ne participe pas à la formation de la cavité glénoïde, tandis qu'il regarde comme homologue du coracoïde une petite pièce, distincte chez le fœtus seulement, intercalée entre la base de l'apophyse coracoïde et le scapulum et qui fournit environ le tiers antérieur de la cavité glénoïde. HOWES compare l'apophyse coracoïde à l'épicoracoïde, et, rejetant pour le point d'ossification articulaire le nom de coracoïde qui est trop général, il la désigne sous le nom de métacoracoïde. Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de ces comparaisons.

Clavicule. — La clavicule est un os cylindrique droit ou différemment courbé suivant les cas, qui s'étend de l'acromion au sternum. Ses rapports avec le scapulum sont très particuliers. En effet elle ne s'articule point avec un bord de cet os en formant une partie de l'orifice antérieur du thorax comme chez les Sauriens, mais elle s'unit avec une apophyse du scapulum fort éloignée de ce bord et n'ayant rien à faire avec lui. Ainsi donc chez les Mammifères la partie scapulaire de la clavicule est écartée de l'orifice thoracique comme l'était, chez les Oiseaux, sa partie sternale, si bien que les rapports de cet os avec l'orifice thoracique sont inverses pour ces deux groupes, chez qui ils diffèrent aussi totalement de ce qu'ils étaient chez les Sauriens. La clavicule est le plus souvent un écarteur de l'omoplate qui empêche la cavité glénoïde de se déplacer vers la ligne médiane ventrale, sous la traction exercée par le grand pectoral sur l'humérus. Bien qu'elle limite aussi les mouvements de la cavité glénoïde en avant et en arrière sur une ligne longitudinale parallèle à l'axe du corps, elle ne les empêche point tout à fait comme le montre si bien le mouvement dit haussement d'épaule, qui consiste en une traction de la cavité glénoïde et de tout le moignon de l'épaule dans le sens cranial. Chez les Chiroptères toutefois sa direction et son rôle sont tout autres. Elle ne va point tant de dedans en dehors, comme il semblerait d'après la plupart des figures, que d'arrière en avant, et l'articulation de l'épaule est située bien en avant du thorax (voy. fig. 135).

Cavité glénoïde. — Pour comparer la ceinture des Mammifères à celle des Sauropsidés, il faut tenir compte d'une disposition spéciale de son scapulum à qui on ne paraît pas avoir accordé suffisamment d'attention et qui est la suivante. Chez tous les Tétrapodes envisagés jusqu'ici, la

cavité glénoïde est placée sur le bord caudal, parfois un peu sur la face externe de la ceinture, mais elle est toujours construite (même chez les Oiseaux), de façon à ce que l'axe du scapulum soit situé en dehors d'elle. En d'autres termes la cavité glénoïde est une échancrure faite sur le bord caudal ou sur la face latérale de la ceinture, mais c'est une simple échancrure qui n'interrompt pas ventralement le scapulum. Ce dernier se continue au delà de la cavité articulaire et se confond plus ou moins avec les os de la plaque ventrale, car, si l'on peut suivre parfois une suture coraco-scapulaire en dehors de la cavité glénoïde, cette suture ne tarde pas à disparaître, et le comportement de l'os vis-à-vis du reste de la ceinture en avant de cette suture, montre bien qu'il se continue largement avec les parties ventrales de la ceinture. Cette curieuse situation de la cavité glénoïde en dehors de l'axe du scapulum, entraîne cette conséquence que jamais chez les Sauropsidés, quelle que soit sa position, l'axe de l'humérus ne continue l'axe du scapulum, de sorte que le premier segment du membre est toujours placé en dehors de la continuité de la ceinture, comme un appendice plus ou moins divergent de cette dernière. Il en est ainsi même chez les Dinosauriens à membres dressés où il semble que le bras devrait se trouver, comme celui des Mammifères que nous examinons, dans la continuité de la ceinture représentée par le scapulum, et il est facile de voir que, chez ces animaux, l'axe du scapulum ne passe pas du tout par la cavité glénoïde, mais est placé en avant de celle-ci et se continue du côté ventral avec celui du coracoïde, tandis que la cavité articulaire est ménagée sur le bord caudal de cette ceinture continue, au lieu de séparer nettement la portion dorsale de celle-ci comme elle le fait chez les Mammifères (fig. 60).

Chez tous ceux-ci, en effet, la cavité glénoïde est à peu près perpendiculaire à l'axe du scapulum et tronque la ceinture du côté ventral d'une manière complète si bien que l'axe de l'humérus se trouve toujours dans le prolongement de l'axe scapulaire. Il le rencontre sous des angles divers suivant les formes, mais les choses sont toujours disposées de telle manière que le premier segment du membre, loin d'être un simple appendice de la ceinture, continue réellement la pièce principale de cette dernière, qui fonctionne bien plus comme segment du membre chez les Mammifères sans clavicule, que comme élément zonal, ceinturant le tronc.

Sans doute l'humérus ne prolonge pas toujours la ceinture d'une façon aussi nette qu'il le fait dans ce cas, où l'omoplate, le bras, l'avant-bras et la main forment trois segments contenus dans le même plan sagittal et disposés angulairement les uns au-dessus des autres avec leurs angles alternant, comme un Z retourné et ouvert. Dans ce cas

en effet l'axe de l'humérus et celui de l'omoplate ne font entre eux qu'un angle aigu, mais ils sont directement dans la continuité l'un de l'autre, le condyle huméral étant terminal, c'est-à-dire situé sur l'axe même de la diaphyse, du côté dorsal de celle-ci.

Dans d'autres cas, comme chez l'Homme, la surface articulaire de l'humérus est déplacée par rapport à l'axe huméral et n'est plus terminale, mais latérale et placée sur le bord interne de l'os. L'axe diaphysaire ne se continue plus alors directement avec celui du scapulum, mais la tête de l'humérus forme une saillie latérale qui a un axe propre et c'est ce dernier qui se continue avec celui du scapulum. Il en est de même, dans tous les cas où la tête humérale n'est pas terminale (Chauve-Souris, Cétacés) ; on peut donc admettre comme une disposition caractéristique au plus haut chef, que chez tous les Mammifères Euthériens le bras, loin d'être un simple appendice inséré sur le pourtour de la ceinture thoracique, est la continuation, du côté ventral, de la partie dorsale de la ceinture et qu'il prend, par conséquent, la place de la partie ventrale qui a disparu.

Absence de plaque coracoïdienne. — Ontogéniquement on ne voit d'ailleurs aucune trace de celle-ci, et la première ébauche squelettique de l'omoplate est si directement placée sur la continuité du bras qu'il est impossible de voir en elle autre chose que le scapulum et le scapulum seul. S'il restait quelque chose de la plaque coracoïdienne des Sauropsidés cela devrait se manifester par un prolongement de l'ébauche scapulaire dirigé du côté ventral et il n'y en a aucun, l'apophyse coracoïde étant elle-même insérée du côté dorsal de la cavité glénoïde.

D'ailleurs on ne connaît pas d'épaule présentant une réduction graduelle de sa partie ventrale, ni un passage régulier de cette partie sur le côté dorsal du plan articulaire scapulo-huméral, comme il le faudrait pour permettre d'identifier les ossifications craniales de la cavité glénoïde avec la plaque ventrale des Sauropsidés ; et les Monotrèmes que l'on a souvent considérés comme une transition entre ceux-ci et les Euthériens ont une ceinture thoracique très spéciale, mais ne formant aucunement un intermédiaire entre celles de ces deux types, comme nous le verrons bientôt. Quand aux embruyons de Marsupiaux chez qui on a décrit un coracoïde, nous en reparlerons plus loin (p. 299).

Orientation de l'omoplate. — Ces détails permettent d'examiner maintenant la question très importante de l'orientation de l'omoplate, laquelle est assez étroitement corrélative de la forme du thorax.

Chez nombre de Mammifères, principalement chez les Quadrupèdes

marcheurs, le thorax est plus ou moins aplati latéralement et en forme de carène de navire, le sternum représentant la quille. Dans ce cas, l'omoplate appliquée contre la paroi latérale du thorax est elle-même dans un plan vertical ; son axe n'est d'ailleurs jamais vertical, mais plus ou moins incliné de haut en bas (dorso-ventralement) et d'arrière en avant, si bien que la cavité glénoïde, perpendiculaire à cet axe, regarde en bas et en avant. Il en est ainsi dans la grande majorité des Mammifères quadrupèdes marcheurs. Toutefois chez certains plantigrades à démarche moins aisée et moins rapide et où le thorax, plus globuleux, ne présente point les méplats latéraux du type précé-

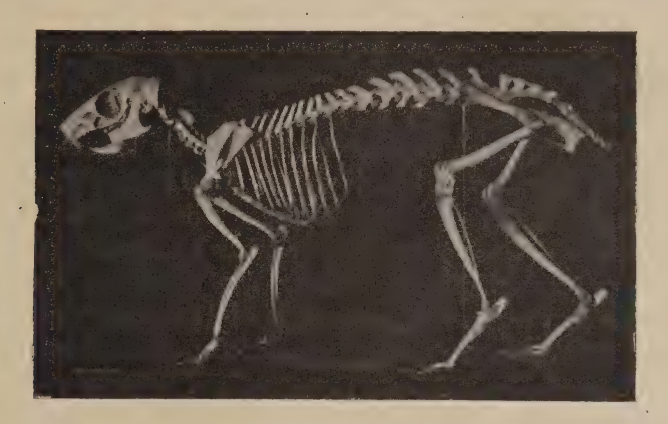


Fig. 134. — *Thorax caréné et scapulum parasagittal* (Dasyprocta aguti).

dent, l'omoplate n'est pas absolument dans un plan vertical, mais plutôt dans un plan oblique, de sorte que la cavité glénoïde, tout en étant dirigée en avant et en bas, regarde en même temps un peu en dehors. Cette déviation est d'ailleurs corrigée bien vite par une torsion corrélative du distum huméral qui ramène en dedans l'avant-bras au lieu de le laisser s'écarter en dehors, comme il aurait tendance à le faire sans cette torsion compensatrice (*Phascolomys*).

Dans tous ces cas l'humérus, qui est dans la continuité de l'axe scapulaire tout en faisant un angle avec lui, se présente à la cavité glénoïde par l'extrémité de sa diaphyse, et, en même temps — comme l'angle qu'il forme avec l'omoplate est ouvert en arrière — par le côté postérieur ou dorsal de cette diaphyse. La tête articulaire humérale qui se forme pour répondre à la cavité glénoïde est donc à la fois terminale et placée sur le côté dorsal de l'humérus. Chez les Singes où les mouvements de l'humérus sont moins strictement limités à un certain degré d'ouverture ou de fermeture de l'angle zono-stylique, mais

s'étendent aussi largement dans le sens transversal, la tête articulaire de l'humérus grandit beaucoup, son accroissement se faisant surtout du côté du bord interne de l'os. Cet accroissement de la tête humérale se combine chez les grands Singes avec un déplacement de l'omoplate qui devient moins parasagittale, plus oblique, et dont la cavité glénoïde regarde aussi plus en dehors. Il en résulte un transfert de plus en plus marqué de la tête articulaire humérale du côté interne de l'os pour s'adapter à la direction de la cavité articulaire, et l'extrémité proximale de l'humérus des Anthropomorphes devient ainsi de plus en plus semblable à celle de l'Homme.

Il s'en faut cependant que la ressemblance soit aussi parfaite qu'on imagine à première vue, car toujours la différence de station entre les Anthropomorphes et l'Homme entraîne des différences de structure assez sensibles et qui ne sont peut-être pas seulement de simples degrés d'une évolution continue, mais des formes divergentes éloignées les unes des autres dès le début. Ainsi l'omoplate du Gorille n'est point aussi nettement frontale que celle de l'Homme, mais bien plus parasagittale, comme on le voit sur les squelettes de profil. Bien qu'il soit très difficile de trouver des squelettes bien montés, avec une omoplate occupant rigoureusement la situation qu'elle avait pendant la vie, la différence de situation dans les deux cas est cependant saisissante dans les deux figures juxtaposées d'Homme et de Gorille données par LULL (Organic Evolution, fig. 239). Elle est aussi très nette dans la belle figure, très soignée, donnée par DE BLAINVILLE (pl. 1 bis) et je l'ai retrouvée aussi sur deux squelettes de Gorille. Et si l'omoplate humaine n'est point rigoureusement dans un plan frontal, mais simplement beaucoup plus rapprochée de ce dernier que celle du Gorille, cela n'indique pas une tendance commune, car l'examen attentif montre entre les deux formes une opposition prononcée. En effet, non seulement chez le Gorille le plan du scapulum est beaucoup plus oblique que chez l'Homme, non seulement la cavité glénoïde regarde moins franchement en dehors que chez ce dernier, mais l'axe de l'omoplate est aussi différemment incliné car l'épine est oblique de bas en haut et de dedans en dehors comme chez les Quadrupèdes, tandis que chez l'Homme, elle est presque horizontale, ou transversale par rapport à l'axe du corps (comp. fig. 112 et 113). Cette situation de l'épine reflète la différence considérable qui sépare les deux cas l'un de l'autre. En effet son obliquité chez le Gorille tient à ce que le muscle sus-épineux agit chez ce dernier comme chez les Quadrupèdes à la façon d'un ressort pour l'angle zono-stylique et celui-ci joue un rôle très important dans l'appui sur les membres antérieurs, dont les Anthropomorphes usent beaucoup. Chez l'Homme au con-

traire cette manière d'appui ne s'observe qu'accidentellement et l'angle zono-stylique, s'il se constitue à ce moment, n'est pas maintenu par le m. sus-épineux, mais bien par des faisceaux claviculaires du deltoïde. Il y a donc là entre les grands Singes et l'Homme une différence complète.

L'omoplate humaine est presque complètement frontale, étant appliquée sur la face postérieure du thorax dont l'aplatissement est bien propre à l'Homme parmi les Primates, et ne se rencontre point du tout chez les Anthropomorphes. De sorte que la position nouvelle de l'omoplate sur le plan frontal postérieur, la direction franchement latérale de la cavité glénoïde et le transfert de la tête articulaire humérale sur le côté interne de l'humérus chez l'Homme sont trois faits reliés entre eux, et étroitement corrélatifs, datant vraisemblablement du moment où, par la marche même de l'accroissement, les orientations de ces parties se sont fixées, au moins dans leurs traits généraux, tandis que la forme du proximum huméral des Anthropomorphes s'est produite indépendamment des deux autres faits, en vue de l'adaptation aux mouvements d'écarts latéraux du membre antérieur nécessaires dans la vie arboricole. La position de l'omoplate est restée plus voisine du plan parasagittal, et l'épine est demeurée oblique à cause de la quadrupédie persistante. Sans doute on a décrit dans l'embryon humain des phases où l'omoplate était plutôt parasagittale, comme chez les Quadrupèdes, et où elle n'avait pas atteint complètement la situation qu'elle offre plus tard, mais cela peut être simplement en rapport avec le retard de l'accroissement de la cavité thoracique dû au faible développement des poumons, alors sans fonctions, et l'on n'a pas dit que l'axe de l'omoplate ait alors l'obliquité quadrupédique; il semble au contraire qu'il atteigne dès le début sa direction transversale, c'est-à-dire qu'il montre ainsi, dès son apparition, le caractère majeur qui le différencie de celui des Quadrupèdes, comme on le voit bien dans les figures de Lewis, représentant des embryons de 16 et de 20 millimètres, avec les muscles sus et sous-épineux horizontaux (Keibel et Mall p. 494). L'accroissement graduel de l'angle de torsion de l'humérus montré par Gegenbaur, ne signifie pas non plus que les deux pièces osseuses aient eu d'abord une orientation relative bien différente de celle qu'elles ont à l'état adulte et plus voisine de celle des Quadrupèdes. Il indique tout simplement que la tête humérale, se développant par le fonctionnement sur le point et dans la direction que l'orientation primitive et la forme spécifique précoce ont marqué, augmente et rend de plus en plus saillant un caractère d'abord plus difficile à saisir ainsi que l'a très bien montré dès 1873 Campana.

Le scapulum des Chiroptères occupe aussi une situation très spéciale. Le thorax de ces animaux est aplati dorso-ventralement comme celui de l'Homme et lui ressemble d'autant plus que chacune de ses moitiés latérales faisant une assez forte saillie du côté dorsal, la colonne vertébrale, dont les apophyses épineuses sont très peu développées, est enfoncée dans la cavité pectorale et que les gouttières pulmonaires sont très profondes. Le scapulum est placé sur la face dorsale du thorax, dans un plan frontal, et jamais sur les côtés de la poitrine, dans un plan parasagittal. Il est assez écarté de la cage thoracique à cause du grand développement de certains muscles, le sous-scapulaire notamment et le grand dentelé supérieur ; et cet écartement surprend dans beaucoup de figures du squelette, au point de faire penser qu'il est exagéré et qu'il a été représenté défectueusement. En réalité cette position est parfaitement exacte. Le scapulum est suspendu et maintenu en place par la clavicule. Il est très allongé et, contrairement à la règle, il dépasse un peu la cavité thoracique du côté cranial, son bord coracoïdien, à peu près transversal, étant situé en avant de la première côte. Cet avancement de l'omoplate dégage bien la cavité glénoïde de la paroi thoracique, en la plaçant à un niveau où le thorax se rétrécit et n'est pas sans rappeler l'avancement de la même cavité chez les Oiseaux. Il n'est pas toujours exactement représenté dans les figures d'ensemble, vues par la face ventrale, où, très souvent, la clavicule est un peu écartée latéralement pour se rapprocher de la disposition qu'elle offre dans les autres Mammifères et où le moignon de l'épaule est ainsi abaissé. Chez *Pteropus*, comme le montre la fig. 135, la clavicule se dirige d'abord, en avant, puis son extrémité distale se courbe en arrière et vient se placer en dedans de l'acromion qu'elle suspend ainsi en avant de l'orifice anté-

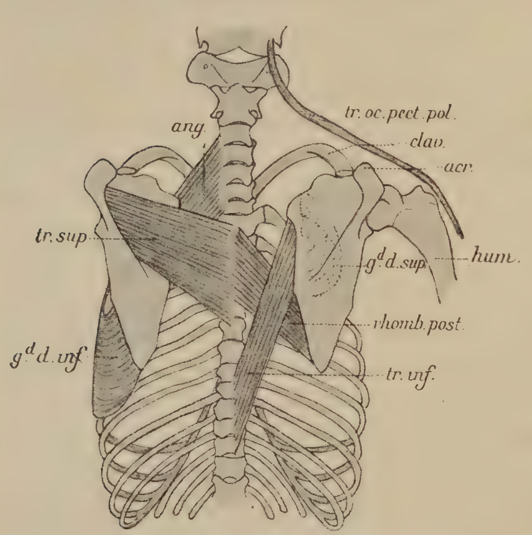


FIG. 135. — *Thorax, ceinture scapulaire et principaux muscles fixateurs de l'épaule*, Pteropus Edvarsi.

acr., acromion ; — *ang.*, angulaire ; — *clav.*, clavicule ; — *gd d. inf.*, grand dentelé inférieur ; — *gd d. sup.*, grand dentelé supérieur ; — *hum.*, humérus ; — *rhomb. post.*, rhomboïde postérieur ; — *tr. inf.*, trapèze inférieur ; — *tr. oc. pect. pol.*, trapèze occipito-pectoro-pollicial : — *tr. sup.*, trapèze supérieur.

rieur du thorax, plutôt qu'elle ne l'écarte de la ligne médiane. L'épine de l'omoplate est dirigée un peu obliquement de dehors en dedans et d'avant en arrière, elle n'est donc point transversale comme chez l'Homme, mais cependant, comme son obliquité est peu prononcée et qu'elle-même atteint le bord spinal beaucoup plus près de l'angle cranial de l'omoplate que de son angle caudal, la fosse sus-épineuse est en majeure partie transversale et le muscle sus-épineux également. L'omoplate n'est point triangulaire comme dans la majorité des cas, mais plutôt quadrilatère. Son bord axillaire et le bord spinal ne se rencontrent point sous un angle plus ou moins aigu, mais sont presque parallèles et reliés l'un à l'autre par une ligne courbe assez étendue. Chez *Pteropus*, toutefois, cette partie postérieure est fortement pointue en arrière. Cette partie caudale de l'omoplate paraît comme surajoutée au reste de l'os (Maisonneuve) pour servir à l'insertion d'un muscle qui fait défaut aux autres Mammifères, le *grand dentelé inférieur*. La cavité glénoïde regarde franchement en dehors ; elle est un peu ovoïde, son grand axe étant longitudinal (dans le prolongement du bord axillaire) et son gros bout étant tourné en arrière, du côté caudal. Cette cavité permet deux mouvements principaux : 1° un mouvement dans le sens dorso-ventral et inversement, qui s'effectue suivant son petit diamètre et qui est par suite le plus étendu ; 2° un mouvement perpendiculaire au précédent s'effectuant suivant son grand axe et par suite moins étendu. Le premier est celui du battement de l'aile, le second, celui de l'écartement et du rapprochement de l'humérus (déploiement et reploiement de l'aile). Comme dans la plupart des articulations animales, il y a en outre des mouvements intermédiaires fort importants pour le perfectionnement de la fonction, mais moins marqués. A cette omoplate qui rappelle un peu celle de l'Homme par sa situation derrière le thorax, se joint un membre antérieur tout autrement orienté que celui de l'Homme. En effet l'humérus ne s'attache point à l'omoplate par une tête latérale placée sur son bord interne, mais bien par une tête placée sur sa face dorsale ou d'extension qui est maintenant devenue entièrement médiale, c'est-à-dire qui regarde directement le tronc, le diamètre bitrochléen de son extrémité distale étant dirigé lui-même verticalement ou du dos au ventre. Cette position du bras, unique chez les Mammifères, est en rapport avec le vol. On verra plus loin les conséquences qui en résultent pour la disposition et pour le jeu des autres segments du membre.

Ceinture pectorale des Monotrèmes. — La ceinture pectorale de ces animaux est très différente de celle des Euthériens et présente, avec un scapulum dorsal, des pièces ventrales (coracoïde, épicoracoïde, épi-

sternum) qui l'ont fait comparer à la ceinture des Reptiles. Mais elle répond à de tout autres conditions que celle-ci et même que celle des Euthériens. En effet elle est située *entièrement en avant du thorax*, à la formation duquel elle ne prend aucune part contrairement à ce qu'elle fait chez les Vertébrés autres que les Mammifères, et elle entoure la

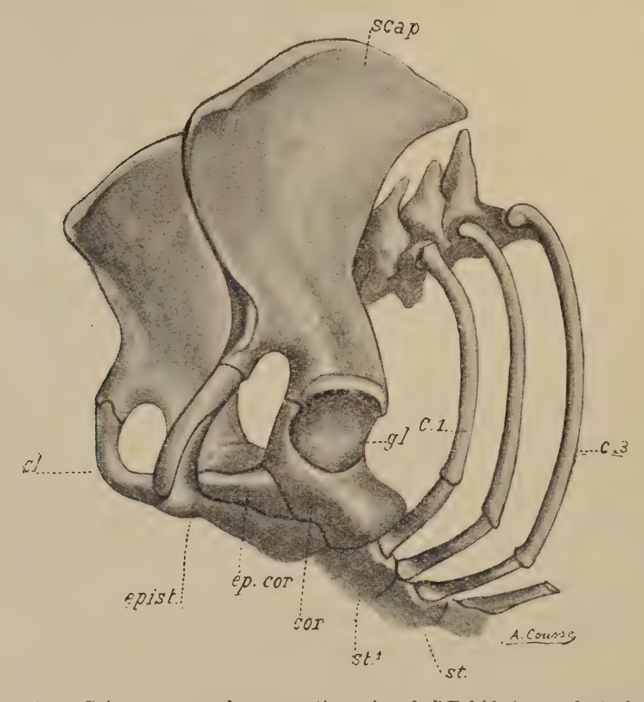


Fig. 136. — *Ceinture pectorale et premières côtes de l'Echidné, vues latéralement.*

*C*1. *c*3, première et troisième côtes ; — *cor.*, coracoïde ; — *cl.*, clavicule ; — *ép. cor.*, épicoracoïde ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *scap.*, scapulum ; — *st.*, sternum ; — *st*1, première pièce du sternum.

base du cou, se trouvant ainsi dans une position tout à fait inconnue parmi les animaux étudiés jusqu'ici. Cette particularité est certainement pour beaucoup dans sa constitution singulière, mais pour s'en rendre compte, il faut d'abord étudier en détail les diverses parties de la ceinture.

Le scapulum, placé en avant des côtes, au lieu de s'appliquer contre elles, au moins partiellement comme chez les Reptiles, a la forme d'une lame concave médialement (fig. 137), élargie du côté dorsal, rétrécie du côté ventral où elle se resserre en un col au-dessus de la cavité glénoïde. Le bord antérieur de cette lame est plus écarté de la ligne médiane que son bord postérieur, de sorte qu'elle forme avec sa similaire du côté opposé

comme un entonnoir conduisant vers le thorax. A cause de la distribution des muscles on admet que le bord cranial de cette omoplate répond à l'épine, devenue très saillante, en même temps que la fosse sus-épineuse s'est développée d'une manière extraordinaire, occupant toute la face médiale de l'os et rejetant son bord coracoïdien tout à fait en arrière, à la place habituelle du bord glénoïdien. Du même coup la fosse sous-scapulaire est repoussée en dehors, elle occupe la partie caudale de la face latérale du scapulum entre le bord coracoïdien et une crête basse représentant le bord glénoïdien et située vers le tiers postérieur de cette face (voy. fig. 141). Sur la partie ventrale du bord cranial (acromial) de l'omoplate, se trouve une forte saillie qui sert à l'insertion de la clavicule. En dessous de ce point le scapulum se rétrécit en une tige cylindrique, sorte de pédicule et de col qui aboutit à la cavité glénoïde.

Celle-ci occupe toute l'étendue antéro-postérieure du scapulum qui ne se prolonge jamais en avant d'elle comme chez les Sauriens. Dans la figure 136, il semble que le scapulum se continue un peu en avant de la cavité glénoïde, mais cela tient simplement à l'angle sous lequel s'est placé le dessinateur. En se mettant bien en face de la cavité glénoïde on voit que le scapulum est entièrement employé à former cette cavité qui le coupe perpendiculairement à son axe, comme elle le fait chez les Euthériens, de manière qu'il forme le bord dorsal et portant de cette cavité, comme chez les Mammifères ordinaires. Mais la cavité glénoïde ne sépare point cependant d'une manière absolue la partie dorsale de la ceinture de sa partie ventrale ; elle a, comme chez les Sauriens, la forme d'une selle à grand axe vertical dont le scapulum constitue le bec dorsal, le coracoïde le bec ventral, et ces deux os se continuent l'un dans l'autre, du côté médial, dans le plancher de la selle, où ils sont séparés par une suture, placée plus près du bord supérieur de la cavité articulaire, de façon que le coracoïde forme les trois quarts de l'articulation, le scapulum le quart dorsal.

En somme la cavité glénoïde ressemble beaucoup à celle des Reptiles, mais au lieu d'être placée sur le bord caudal de la ceinture de façon à laisser en avant d'elle une certaine étendue dans laquelle le scapulum et le coracoïde s'articulent entre eux, elle est située absolument sur le travers de la ceinture, rétrécie à son niveau, et sépare distinctement la partie dorsale, ou scapulaire, de la partie ventrale ou coracoïdienne, ces deux parties ne se rencontrant que dans la largeur de la selle, vers son quart supérieur.

Le coracoïde s'étend de la suture scapulo-coracoïdienne au sternum. Celui-ci ne forme point un coin enfoncé entre les deux coracoïdes comme chez les Reptiles, il est tronqué carrément du côté cranial (fig. 137).

Les deux coracoïdes viennent s'appuyer en partie sur les bords droit et gauche de son manubrium, en partie l'un contre l'autre sur la ligne médiane au-dessus de l'épisternum qui les recouvre du côté ventral. Ils sont donc situés en avant du sternum dont le bord cranial forme la partie moyenne du pourtour de l'orifice antérieur du thorax constitué

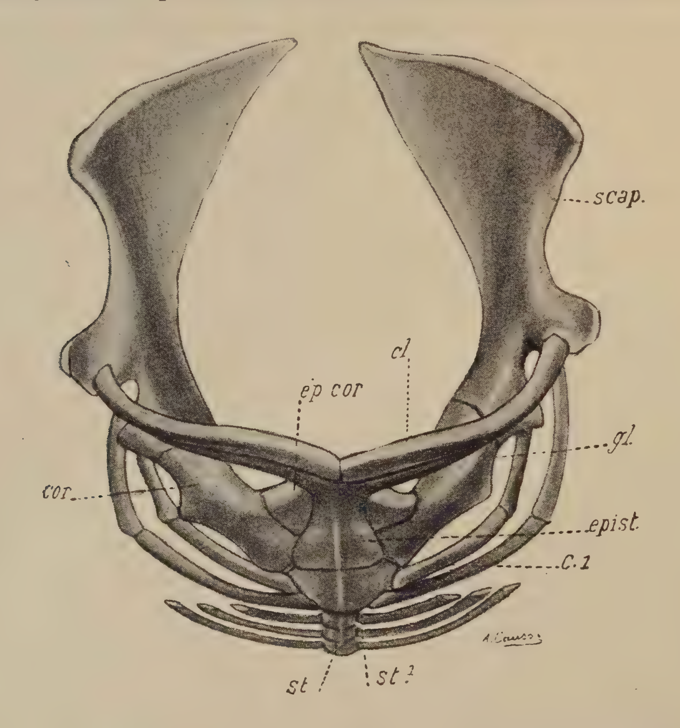


Fig. 137. — *Ceinture pectorale de l'Echidné, vue par son bord cranial.*

C^1, première côte ; — *cl.*, clavicule ; — *cor.*, coracoïde ; — *ép.cor.*, épicoracoïde ; — *épist.*, épisternum ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *scap.*, scapulum ; — *st.*, sternum ; — st^1, première pièce du sternum.

dans le reste de son étendue par les premières côtes droite et gauche, et par suite la ceinture tout entière se trouve placée en avant du thorax.

Le coracoïde ne s'étend point en avant en une large lame fenêtrée, il est étroit et se dirige nettement en arrière de manière à former comme un arc-boutant oblique tendu entre la cavité glénoïde et le sternum.

L'épicoracoïde est un os vrai, et non une pièce calcifiée, qui s'appuie sur le bord cranial du coracoïde, avec qui il s'articule par une suture large, et il s'étend, de la portion médiale de ce bord, en avant et vers la ligne médiane où il s'entrecroise légèrement avec son similaire. Il n'atteint jamais la cavité glénoïde et laisse entre elle et lui une portion du coracoïde libre et formant à cet os comme un col.

L'épicoracoïde a reçu ce nom de Cuvier, et les auteurs s'accordent généralement pour le lui conserver. Il se distingue en tous cas du procoracoïde par sa séparation absolue d'avec le scapulum, tandis que la portion de la lame coracoïdienne, parfois isolée sous le nom de procoracoïde, se rattache toujours au scapulum, et souvent même paraît n'être qu'un appendice de ce dernier (Chéloniens). Mais il faut remarquer que chez les Monotrêmes l'épicoracoïde, au lieu d'être placé sur le bord médial du coracoïde, est situé exclusivement sur son bord cranial ; en outre il forme un arc-boutant dirigé exactement en sens inverse de celui constitué par le coracoïde, et qui semble destiné à supporter les poussées produites par le bras lorsque celui-ci joue sur la face caudale de la selle glénoïdienne, tandis que le coracoïde supporterait plutôt l'action du bras agissant sur la face craniale de cette selle. Ainsi est réalisée la formation d'une plaque ventrale solide, agencée de façon à empêcher tout déplacement de la cavité glénoïdienne qui, pour se produire, devrait entraîner forcément la plaque ventrale ; or la constitution et les connexions de celles-ci s'y opposent absolument. Cette fermeté de la plaque ventrale est encore consolidée par l'épisternum et les clavicules, et en même temps ces os fournissent de nouvelles surfaces d'insertion pour les muscles pectoraux dont le rôle est considérable.

L'épisternum est large et court, en forme de T (fig. 137), dont la barre longitudinale s'élargit d'avant en arrière où elle vient s'articuler au bord cranial du sternum, et dont la barre transversale se place derrière les clavicules. Cet épisternum ressemble beaucoup à celui des Reptiles, malgré sa largeur, mais il en diffère aussi beaucoup en ce qu'il ne se prolonge jamais en arrière sur le sternum, c'est pourquoi on l'appelle souvent prosternum, nom assurément plus convenable.

Les clavicules s'étendent de l'épisternum à l'omoplate formant les bords antérieurs de la ceinture qui, ainsi complétée, constitue comme une véritable cage placée en avant du thorax et qui peut en imposer évidemment par ses caractères reptiliens, mais qui diffère profondément par ses connexions de la partie apparemment correspondante des Reptiles.

En effet cette ceinture des Monotrêmes est située tout entière au-devant de la cage thoracique, en dehors du cœlome, avec qui elle n'a rien de commun. Le péricarde et les plèvres sont toujours contenus dans le thorax et les muscles sterno-hyoïdiens, dont l'insertion du côté du tronc marque toujours la place où cesse l'interruption des muscles ventraux par l'intercalation de la cage zono-thoracique, s'insèrent au manubrium du sternum et non à l'épisternum, ni aux clavicules, de sorte que leur partie initiale traverse la cavité de la ceinture ce qui ne s'observe jamais ailleurs.

La ceinture des Monotrèmes a donc été projetée en avant du thorax et se présente dans de tout autres conditions que celle des Reptiles qui fait partie du thorax, et que celle des Mammifères, qui a perdu toute fonction dans la genèse de la cage thoracique, mais qui s'appuie sur le thorax auquel elle est étroitement accolée.

Il y a donc là deux modes bien différents d'un même appareil qui empêchent de regarder l'un comme le prédécesseur de l'autre ; et de fait il est bien clair que les Monotrèmes ne peuvent aucunement, pour ce qui regarde leur épaule, être considérés comme des intermédiaires entre les Reptiles et les Euthériens. Comment peut-on donc expliquer la structure si singulière de cette épaule et conjecturer la manière dont elle s'est développée ?

Sans prétendre épuiser la question des rapports entre Euthériens et Monotrèmes, qui est beaucoup trop complexe pour se juger sur un seul appareil, il me semble que la formation de la ceinture thoracique des Monotrèmes est due à deux conditions essentielles qui sont : 1° son déplacement préthoracique ; 2° l'orientation singulière des membres antérieurs puissants et destinés à fouir.

On trouve en effet parmi les Euthériens un type singulier, la Taupe, proche congénère des Monotrèmes disait W.-K. Parker, qui présente les deux conditions indiquées et dont la ceinture thoracique jette une vive lumière sur celle des Monotrèmes.

Ce n'est pas, en réalité, qu'il y ait une parenté prochaine entre ces deux types, comme le mot de congénère pourrait le faire penser, et Sabatier a eu raison de s'élever contre un tel rapprochement, mais les deux conditions indiquées ci-dessus se rencontrent si exactement dans ces deux types et la ceinture thoracique de la Taupe présente des rapports si voisins, par certains traits, de ceux des Monotrèmes, qu'elle éclaire vivement la structure plus compliquée de l'épaule de ces derniers.

Ceinture pectorale de la Taupe. — Les membres antérieurs de la Taupe ont une situation et une orientation absolument exceptionnelle chez les Euthériens. Ils sont en effet placés très en avant, si bien que la main — dont la position moyenne change peu, car les membres sont enfouis sous la peau et collés au corps jusqu'à la racine du poignet—est placée sur les côtés de la tête, l'extrémité de ses ongles atteignant presque le bout du museau.

L'orientation est aussi bien singulière ; l'humérus, aplati d'avant en arrière, de sa face de flexion craniale, à celle d'extension, caudale, est situé, non pas dans un plan parasagittal, comme chez les Euthériens, mais dans un plan transversal, comme chez les Reptiles, c'est-à-dire se

dirige de dedans en dehors et en outre de bas en haut (fig. 140), de sorte que le coude est relevé et placé à peu près à la hauteur du conduit auditif externe. L'axe articulaire de l'extrémité distale de cet humérus, axe bitrochléen, au lieu d'être dans un plan horizontal est presque dans un plan vertical, comme chez les Reptiles. L'avant-bras qui s'articule avec l'humérus par un double ginglyme serré, celui du radius et celui du cubitus, est formé par les deux os habituels, placés parallèlement l'un à l'autre, le radius en dedans le cubitus en dehors. Il est dirigé d'arrière en avant et étroitement accolé aux parties voisines, dont il

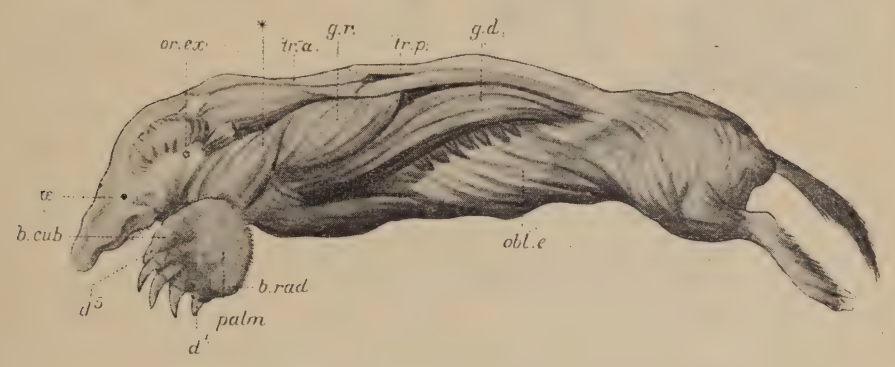


FIG. 138. — *Ecorché de* Talpa europea, *face latérale gauche.*

b. cub., bord cubital ; — *b. rad.*, bord radial ; — d^1, d^5, premier, cinquième doigt ; — *g. d.*, grand dorsal ; — *g. r.*, grand rond ; — *obl. e.*, oblique externe ; — *œ.*, œil ; — *or. ex.*, oreille externe ; — *palm.*, paume de la main ; — *tr. a.*, trapèze antérieur ; — *tr. p.*, trapèze postérieur. — * Niveau du coude.

ne se dégage qu'à son extrémité distale au voisinage du poignet. La main qui le continue est placée de champ, sa face dorsale regardant en dedans et plus ou moins en avant suivant le degré de flexion de l'avant-bras sur l'humérus, sa face palmaire tournée en dehors et en arrière. L'appui sur le sol, pour la marche, se fait sur le bord radial de la main, soutenu par l'os falciforme, placé sous la peau et qui donne à tout ce bord de la main un contour arrondi.

Le thorax est formé comme d'habitude par le sternum et les côtes, mais le sternum se continue en avant de la première côte par une pièce allongée, pourvue d'une carène saillante à sa face ventrale et que l'on appelle l'épisternum. Chez l'adulte cette pièce est si parfaitement continue avec le manubrium du sternum que beaucoup d'auteurs ne l'en distinguent pas et donnent à toute la partie antérieure du sternum le nom de présternum, mais d'après GÖTTE elle s'en distinguerait chez l'embryon, et c'est pourquoi nous employons avec cet auteur, pour la désigner, le nom d'épisternum. L'articulation de l'épaule est placée à

l'extrémité craniale de l'épisternum, assez loin en avant de l'orifice antérieur du thorax. Elle comprend essentiellement trois pièces ; le scapulum, un os court appelé clavicule, et la tête de l'humérus.

Le scapulum est très allongé et très étroit, mais il revêt cependant le type ordinaire de celui des Euthériens, avec ses fosses et son épine quoique celle-ci soit très peu marquée. Sur les squelettes montés, il est d'ordinaire beaucoup trop redressé, si bien que son extrémité dorsale est à une distance invraisemblable de la colonne vertébrale. A l'état de nature il est beaucoup plus horizontal et couché sur le tronc auquel il est accolé, comme d'habitude, mais son inclinaison sur l'axe longitudinal du corps est très forte et de beaucoup supérieure à celle qu'il a chez les Mammifères. A son extrémité ventrale le scapulum est tronqué et présente une cavité glénoïde qui regarde en avant et en bas et qui s'articule avec une petite saillie spéciale de la tête humérale. Cette extrémité est aussi rattachée à la clavicule par un fort ligament.

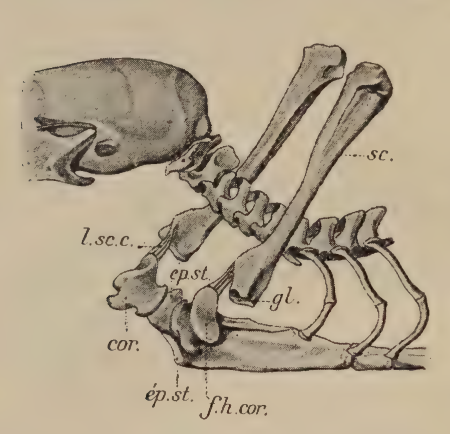


FIG. 139. — Talpa europea. *Extrémité antérieure du thorax et ceinture scapulaire, vues de trois-quarts, d'en avant et de côté.*

cor., coracoïde ; — *ép. st.*, épisternum ; — *f. h. cor.*, facette humérale du coracoïde ; — *gl.*, cavité glénoïde ; — *l. sc. c.*, ligament scapulo-coracoïdien ; — *sc.*, scapulum.

La prétendue clavicule est un os court très singulier, en forme de colonne surbaissée, dirigée à peu près transversalement, et dont l'une des bases repose contre l'épisternum, tandis que l'autre, tournée en dehors, est un peu excavée, et reçoit le grand condyle de la tête humérale. La partie de l'épisternum à laquelle s'appuient les deux clavicules est plus épaisse en bas qu'en haut, l'épisternum a donc, vu de face, la forme d'un coin, ce qui rend impossible tout glissement des clavicules vers le bas, sous la pression de l'humérus (fig. 140). L'articulation de l'humérus avec la clavicule est évidemment la principale de l'épaule, c'est elle qui reçoit tout l'effort du membre dans le travail, mais le nom de clavicule convient-il vraiment à cet os ? La clavicule vraie ne présente jamais d'articulation avec l'humérus, tandis que l'os coracoïde se trouve vis-à-vis de ce dernier et du sternum exactement dans la situation qu'offre la clavicule de la Taupe. Cette dernière est d'ailleurs composée, elle est formée d'une masse de cartilage sur le bord cranial de laquelle se développe un os de membrane qui pourrait bien représenter la clavicule,

tandis que la pièce cartilagineuse répond évidemment à un coracoïde dont elle a toutes les connexions ; la prétendue clavicule est en réalité (FLOWER) une combinaison d'un coracoïde et d'une clavicule.

Sans entrer plus avant dans la discussion de ces homologies, on ne peut douter cependant que l'on trouve dans la ceinture des Taupes vraies (la Taupe dorée du Cap a une tout autre structure) une pièce ventrale dont la comparaison avec un coracoïde s'impose, et il est évident, d'autre part, que l'apparition de cette pièce est liée à la transpo-

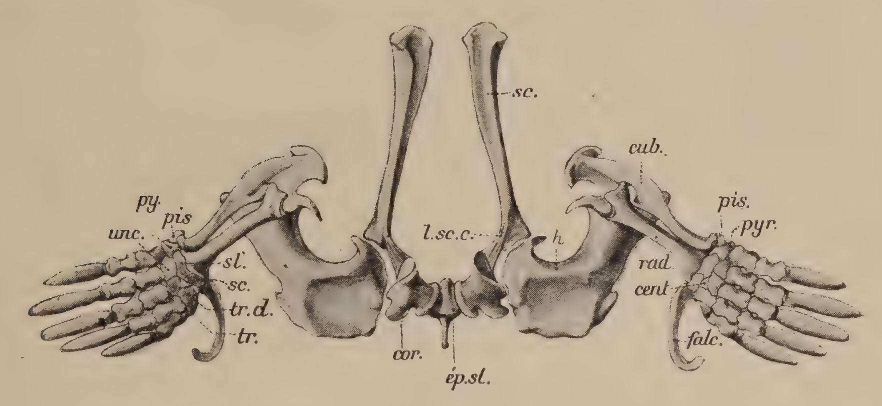


FIG. 140. — *Ceinture scapulaire et membres antérieurs de la Taupe, vus par leur face antérieure.*

cent., central ; — *cor.*, coracoïde ; — *cub.*, cubitus ; — *ép. st.*, épisternum ; — *falc.*, os falciforme ; — *h.*, humérus ; — *l. sc. c.*, ligament scapulo-coracoïdien ; — *pis.*, pisiforme ; — *pyr.*, pyramidal ; — *rad.*, radius ; — *sc.*, scapulum ; — *sc.*, scaphoïde ; — *sl.*, semi-lunaire ; — *tr.* trapèze ; — *tr. d.*, trapézoïde ; — *unc.*, unciné.

sition de la ceinture en avant du thorax et aux conditions d'orientation et de fonctionnement du bras.

Si ces conditions réunies font réapparaître sur la Taupe une pièce importante comme le coracoïde, on comprend, semble-t-il, qu'elles aient pu produire aussi les particularités de la ceinture des Monotrèmes.

Chez ces animaux, l'humérus a une direction toute particulière, et au lieu d'être parasagittal comme chez les Euthériens, ou transversal à distum relevé du côté dorsal, comme chez la Taupe, il est transversal et horizontal. L'axe bitrochléen, qui est très long, n'est pas horizontal et transversal comme chez les Euthériens, mais antéro-postérieur et presque horizontal. L'ectépicondyle n'est pas en dehors, mais en avant, l'eutépicondyle est en arrière et non en dedans. L'axe de la charnière du coude au lieu d'être transversal est parasagittal et la flexion ou l'extension de l'avant-bras, au lieu de se faire dans un plan parasagittal, se font dans un plan transversal. C'est la caractéristique des animaux semi-rampants,

dont le premier segment du membre est horizontal et le second vertical, l'angle qu'ils font entre eux regardant en dedans et en bas. Dans les mouvements de protraction et de rétraction de l'humérus, horizontal,

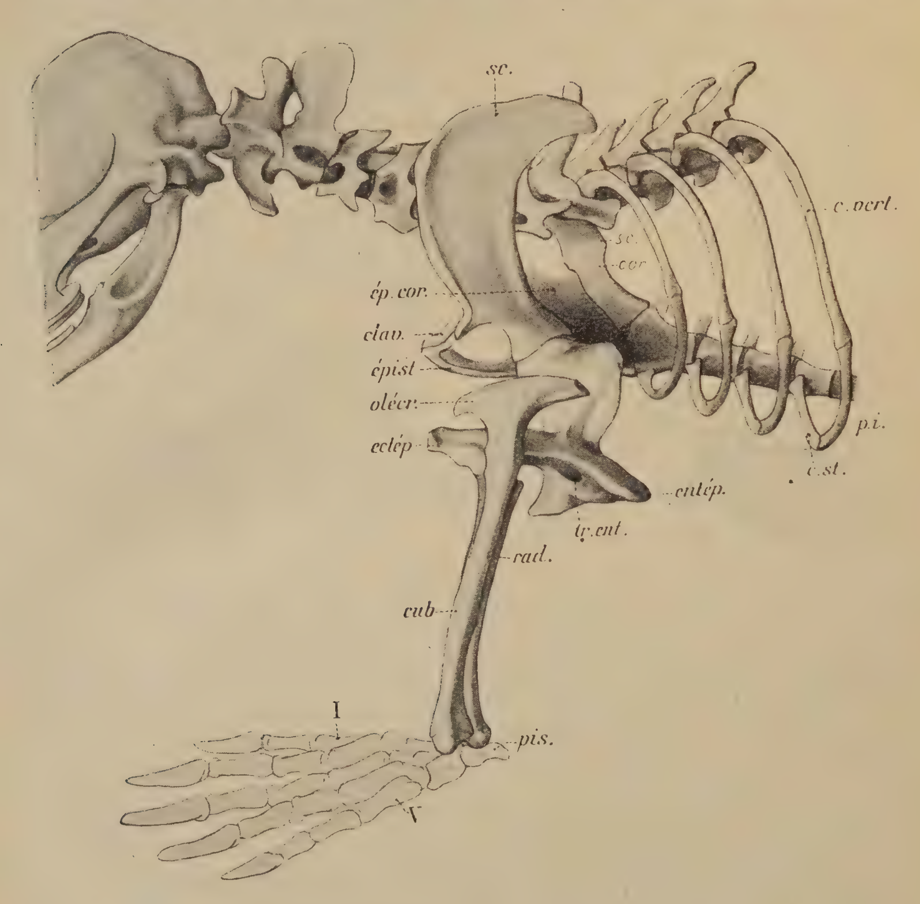


Fig. 141. — *Membre antérieur, ceinture et thorax d'Ornithorhynque, vus de profil et un peu d'en haut.*

cor., coracoïde ; — *clav.*, clavicule ; — *c. st.*, côte sternale ; — *c. vert.*, côte vertébrale ; — *cub.*, cubitus ; — *ectép.*, ectépicondyle ; — *entép.*, entépicondyle ; — *ép. cor.*, épicoracoïde ; — *épist.*, épisternum ; — *olécr.*, olécrane ; — *pis.*, pisiforme ; — *p. i.*, partie intermédiaire ; — *rad.*, radius ; — *sc.*, scapulum ; — *tr. ent.*, trou entépicondylien ; — I, V, premier, cinquième métacarpiens.

prenant appui sur le sol par la main, la pression exercée sur la cavité glénoïde tend à déplacer cette cavité en avant ou en arrière, et l'on comprend la nécessité d'une base solide arcboutée dans ces deux sens comme l'est le plastron zonal de ces animaux fixé par les coracoïdes d'une part, les épicoracoïdes, les clavicules et l'épisternum d'autre part.

Le scapulum se trouve aussi dans des conditions particulières. Il a perdu toute fonction dans la formation de la cavité thoracique, contrairement à ce qui se passe chez les Reptiles, et ne joue plus aucun rôle dans la suspension du tronc par les grands dentelés, contrairement à ce que l'on observe chez les Euthériens. En effet, il est absolument en dehors du thorax, et comme les six premières côtes fixent à peu près invariablement la ceinture thoracique à la colonne par l'intermédiaire du sternum il est bien certain que le scapulum ne peut plus avoir le rôle de soutien du tronc qu'il remplit chez les Euthériens. Les grands dentelés et l'angulaire de l'omoplate paraissent donc jouer ici surtout le rôle d'inspirateur (dentelé) et de moteur du cou (angulaire).

Par ces deux caractères le scapulum des Monotrèmes se montre donc très particulier et original. Le grand développement de son bord dorsal s'explique à la fois par un rôle de fixation de la portion dorsale de la ceinture à l'aide des muscles qui s'y attachent, et cette fixation obtenue, par le solide point d'appui qu'il fournit à certains muscles moteurs de la tête et du cou comme le trapèze et l'angulaire de l'omoplate. Les larges attaches qu'il donne à ces muscles sont tout à fait favorables à cette fonction, aussi bien que sa hauteur en dessus de la colonne qu'il dépasse de beaucoup. Ce trait de structure, absolument inconnu chez les Reptiles, et qui ne s'observe que chez les Euthériens à garrot très élevé, est en rapport avec une mobilité du cou dans tous les sens, mais surtout dans le plan sagittal, qui ne s'observe guère chez les Sauriens et les Crocodiles, et qui est très prononcée chez les Mammifères.

Pour les Monotrèmes la grande mobilité du cou et par suite de la tête peut compenser jusqu'à un certain point l'embarras et la lenteur des membres, empêtrés dans le vaste pannicule charnu qui s'étend sur eux, et elle se montre alors comme une adaptation spéciale venant en aide à la vie peu commode de ces êtres.

Quoi qu'il en soit, la ceinture des Monotrèmes paraît être une forme très spéciale, résultant de conditions exceptionnelles, et ses ressemblances avec celle des Reptiles paraissent dues plutôt à une convergence de certaines de leurs fonctions qu'à une parenté rapprochée.

La question du coracoïde chez les Mammifères. — N'existe-t-il pas, en dehors des Monotrèmes, des dispositions structurales de la ceinture thoracique intermédiaires entre celles des Mammifères et celles des Reptiles ? On a cru en trouver chez certains Marsupiaux où, d'après Broom, la ceinture scapulaire des fœtus contenus dans la bourse est formée d'un scapulum qui est muni d'un acromion bien développé, rattaché à une clavicule, et qui se prolonge ventralement, en dedans de

la cavité glénoïde, par une masse cartilagineuse qui s'articule avec le sternum (*Dasyurus*, *Pseudochirus*) ou qui est continue avec lui (autres Marsupiaux).

Mais la partie considérée par Broom comme un coracoïde est bien loin de répondre à cet os tel qu'il est chez les Reptiles. C'est une lame de substance de soutien, tendue entre la partie inférieure du scapulum, la première côte et le sternum, mais qui n'a de commun avec le coracoïde que sa situation ventrale par rapport à la cavité glénoïde; ni ses dimensions relatives, ni ses rapports ne sont les mêmes. En effet, au moment où on l'observe, le thorax mammalien est déjà constitué. La première côte est entière et se continue en bas avec le sternum, qui loin de manquer en ce point en même temps que la partie inférieure de la côte, comme chez les Reptiles, est parfaitement conformé et même pourvu d'un prolongement cranial. Le thorax est comprimé latéralement et caréné. Il est dépourvu de la large plaque ventrale si étendue transversalement chez les Reptiles et formée en arrière par le sternum, en avant par les coracoïdes. Ici le sternum est étroit et les côtes s'approchent très près de la ligne médiane; on a affaire à un véritable thorax de Mammifère. La formation du pont coracoïdien s'explique aisément. En effet chez les embryons (*Trichosurus* de 8 millim. 5), le scapulum, au lieu d'être oblique de bas en haut et d'avant en arrière à partir de la glène, comme il l'est chez les Euthériens, est vertical ou même un peu incliné en sens inverse de sa direction définitive. Il en résulte que le bord coracoïdien de la cavité glénoïde est beaucoup plus rapproché du sternum qu'il ne le sera plus tard, et la forme comprimée du thorax favorise encore ce rapprochement. Il n'y a rien d'étonnant alors, à ce que ces deux parties se réunissent par une bande de mésenchyme, d'autant mieux que le tissu de soutien est partout continu avec lui-même dans l'organisme. La difficulté de bien limiter dans le précartilage du début les différentes parties qui vont en sortir (voy. IIe partie, p. 496), explique comment l'on peut aussi bien dessiner un coracoïde dans ce complexe que contester sa présence.

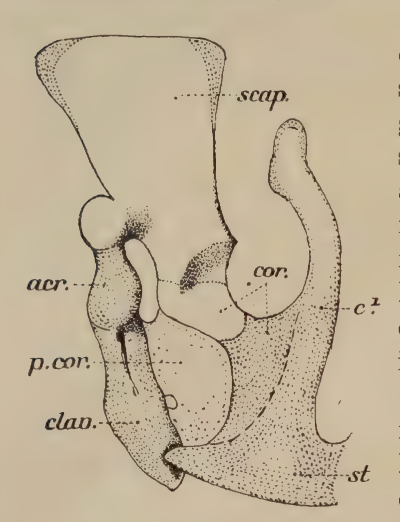


Fig. 142. — *Ceinture scapulaire d'un embryon* de Trichosurus, *long de 8mm. 5, vu du côté externe* d'après Broom. (emprunté à Frassetto.)

acr., acromion; — c^1, première côte; — *clav.*, clavicule; — *cor.*, coracoïde; — *p. cor.*, procoracoïde; — *scap.*, scapulum; — *st.*, sternum.

Mais les détails ci-dessus, aussi bien que beaucoup d'autres, donnés dans cet ouvrage, montrent que dans cette comparaison, comme dans tant d'autres faites entre stades ontogéniques et structures définitives, ce ne sont pas les organes eux-mêmes qui ont été comparés, mais simplement l'idée schématique que l'on s'en faisait. Dans ce cas notamment, il est clair qu'entre le coracoïde des embryon de Marsupiaux et celui des Sauropsidés, il n'y a rien autre de commun que l'idée de la situation topographique et des connexions générales du coracoïde. Ni son rôle dans la constitution du thorax ni ses rapports avec la cavité viscérale, ni son importance relativement aux autres pièces de la ceinture, ni ses connexions précises ne sont envisagées. Il y a quelque chose entre la cavité glénoïde et le sternum, c'est donc un coracoïde. Soit, mais ce coracoïde est tout autre que celui des Amphibiens et des Sauropsidés, puisqu'il apparaît après un thorax qu'il ne contribue en rien à former, puisqu'il doit disparaître avec la mise en place définitive du scapulum, et que d'ailleurs il s'opposerait, s'il ne disparaissait pas au fonctionnement du membre antérieur qui chez ces animaux doit s'appuyer contre une cavité glénoïde tout entière ouverte en avant et en bas, sans aucune partie ventrale.

Un véritable coracoïde, ou plus largement si l'on veut, une plaque ventrale du squelette non formée par les côtes et le sternum, manque chez tous les Mammifères, aussi bien Monotrèmes qu'Euthériens, et cette absence s'explique aisément si l'on compare les conditions des deux ceintures pelvienne et thoracique. Lorsque le membre postérieur se redresse et devient parasagittal, les parties ventrales de la ceinture pelvienne se redressent aussi et se déplacent en arrière du cotyle pour continuer à fournir des surfaces d'insertion aux muscles ventraux du bassin qui gardent toute leur importance. Les dérivés de ces muscles (couturier, grêle, ischio-tibiaux et adducteurs) se retrouvent toujours, et chez les Oiseaux seuls les pelvi-fémoraux internes régressent. Mais au membre antérieur les muscles ventraux de la ceinture jouent un rôle moins important, et surtout une partie de leurs fonctions peut être dévolue à des muscles nouveaux, inconnus au bassin, les pectoraux d'une part, le grand dorsal de l'autre, qui vont prendre un développement majeur avec l'atrophie de la plaque ventrale de la ceinture et de ses muscles, et remplacer en partie ces derniers. C'est pourquoi dans les membres antérieurs des Mammifères les muscles répondant à ceux de la partie ventrale du bassin (biceps, coraco-brachial) sont si réduits par rapport aux pelvi-cruraux et aux adducteurs qu'ils représentent.

Chez tous les Mammifères la formation d'un thorax purement sterno-

costal entraîne l'atrophie de la plaque coracoïdienne. Lorsque des parties ventrales réapparaissent dans la ceinture — d'ailleurs sporadiquement et en dehors de toute lignée phylogénétique directe (Taupe, Monotrèmes) — c'est que, en raison de la disposition spéciale des membres, la ceinture a dû être déplacée et qu'elle a formé d'une manière spéciale, et sans les tirer d'un fonds antérieur, les pièces ventrales qui lui étaient nécessaires. On verra bientôt comment celles-ci ont pu se former.

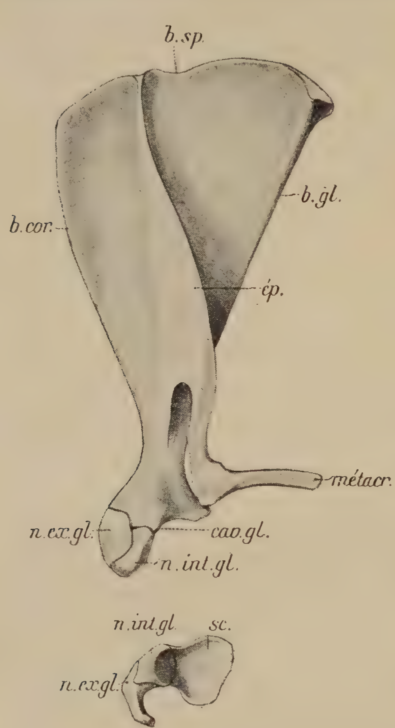


Fig. 143. — *Omoplate gauche et cavité glénoïde de Lapin.*

b. cor., bord coracoïde ; — *b. g.*, bord glénoïde ; — *b. sp.*, bord spinal ; — *cav. gl.*, cavité glénoïde ; — *ép.*, épine de l'omoplate ; — *métacr.*, métacromion ; — *n. int. gl.*, noyau intra-glénoïdien (coracoïde) ; — *n. ex. gl.*, noyau extra-glénoïdien (procoracoïde) ; — *sc.*, scapulum.

On s'est demandé si certains points d'ossification de la cavité glénoïde des Mammifères ne représenteraient point les restes des pièces squelettiques ventrales de la ceinture, et l'on a trouvé des observations en faveur de cette idée. Ainsi la partie articulaire du scapulum du Lapin offre d'habitude trois points d'ossification qui correspondent très bien aux trois os classiquement admis, à un moment donné, dans la ceinture scapulaire (scapulum, procoracoïde, coracoïde). L'apophyse coracoïde, fournie par un noyau osseux propre, placé en avant de la glène à la formation de laquelle il ne prend aucune part, représenterait le procoracoïde, indépendant de cette articulation. Un second point, placé entre le premier et la partie scapulaire de la cavité glénoïde, dont il contribue à former la portion craniale, répondrait au coracoïde; le scapulum enfin donnerait comme d'habitude la plus grande partie de la cavité articulaire. Une disposition semblable s'observe souvent chez l'Homme, mais on trouve aussi d'autres noyaux osseux indépendants, que l'on ne sait à quoi rattacher. On verra plus loin combien la valeur morphologique des noyaux d'ossification est difficile à déterminer (voy. Développement p. 476), aussi ne semble-t-il pas qu'on doive faire fonds sur la présence de ces noyaux pour affirmer l'existence des pièces ventrales de la ceinture.

D'autre part on pourrait invoquer en faveur de leur existence les insertions des muscles ventraux considérées comme la preuve même de la présence des os qui leur servent d'appui. Cette idée, était soutenable à un moment où l'on croyait avec A. SABATIER que les insertions musculaires sont d'une fixité parfaite et qu'elles ne peuvent être ni déplacées ni transposées hors de leur place originelle. Mais on sait maintenant que de semblables transpositions sont fréquentes, et il se pourrait bien qu'elles se soient effectuées à cet endroit, les insertions musculaires étant remontées sur le côté dorsal jusque sur le scapulum. Dans ce cas les noyaux osseux précités ne seraient point du tout des restes de la plaque ventrale, mais de simples épiphyses du scapulum.

Avant de quitter la question si controversée des homologies des pièces ventrales de la ceinture pectorale, il faut indiquer les tentatives que divers paléontologistes ont faites dans ces dernières années pour la résoudre. WILLISTON, BROOM, GREGORY, WATSON ont essayé de reconstituer l'évolution du coracoïde à partir des Reptiles permiens jusqu'aux Amniotes actuels. Tous ces efforts, très intéressants et très méritoires, n'ont pas abouti encore à une conclusion absolument définitive, mais il ne pouvait en être autrement. Les données paléontologiques sont forcément incomplètes, elles ne permettent pas de connaître l'état embryonnaire des parties, si important pour décider de la nature simple ou composée d'une pièce. D'autre part on ne s'est pas suffisamment préoccupé de l'orientation des pièces zonales ou des membres. Les cavités glénoïdes représentées par WATSON (1918, fig. 26) ne permettent pas d'admettre les changements de direction de l'humérus qu'il suppose. D'un autre côté BROOM dans ses schémas de 1912 a représenté (fig. 5), un scapulum et un coracoïde de Monotrème débordant largement en avant la cavité glénoïde, ce qui les rapproche naturellement beaucoup de ceux des Reptiles, et il a donné à l'ensemble de la ceinture une obliquité qu'elle est bien loin d'avoir. Enfin on ne s'est pas préoccupé jusqu'ici, d'établir les relations que la ceinture pectorale pouvait avoir chez les Reptiles primitifs avec la cavité viscérale ou avec le cou, et il est facile de comprendre, après tout ce qui en a été dit ici, quelle lacune cela constitue. C'est pourquoi nous ne développerons pas davantage les diverses opinions émises sur les homologies du coracoïde, renvoyant ceux que la question intéresse aux mémoires indiqués dans la bibliographie.

Musculature. — La musculature de l'épaule et du thorax comporte les mêmes groupes musculaires que chez les autres Tétrapodes, mais avec

des arrangements nouveaux en rapport avec les importantes modifications du squelette. Les muscles hypobranchiaux, restes de la musculature pariétale ventrale, offrent peu de modifications. On trouve un *sterno-hyoïdien* attaché au manubrium et à l'extrémité sternale de la clavicule d'une part, à l'hyoïde d'autre part ; un *sterno-thyroïdien* placé un peu plus profondément que le précédent et qui se continue par le *thyro-hyoïdien*; un *omo-hyoïdien* qui s'insère au bord coracoïdien du scapulum au-dessus de l'échancrure coracoïdienne et à l'hyoïde. Les muscles prévertébraux ne donnent lieu à aucune remarque, non plus que les scalènes ; ces derniers, pourtant, prennent un rôle plus important dans la respiration, en raison de la dilatabilité du thorax à laquelle ils contribuent surtout par leurs attaches situées sur les côtes placées en arrière de la première qui, elle, est très peu mobile.

Fixateurs du scapulum. — Les fixateurs de l'omoplate sont représentés par les rhomboïdes, le grand dentelé et le releveur ou angulaire de l'omoplate muscles hyposomatiques, et par le trapèze et le sterno-mastoïdien, muscles branchiaux.

Les rhomboïdes comprennent d'habitude une partie cervicale ou *rh. antérieur* (*m. rhomboïdeus capitis*), et une partie dorsale ou *rh. postérieur* (*rh. vertebralis*) qui, toutes deux, s'insèrent à la ligne des apophyses épineuses du dos et du cou jusqu'à la crête occipitale dans certains cas, et d'autre part au bord spinal de l'omoplate. Ces muscles, dont la fonction varie naturellement suivant la forme du tronc et l'orientation de l'épaule et du membre, sont très différents dans leur forme et dans leur étendue selon les espèces. Chez les animaux à thorax comprimé latéralement et à membres parasagittaux, tels que les Quadrupèdes marcheurs, ils suspendent réellement l'omoplate à la ligne médiane dorsale formée par les apophyses épineuses du dos et par le bord supérieur du grand ligament cervical. Ils supportent ainsi, en grande partie, le poids de l'épaule et du membre antérieur dans le lever, aidés à ce moment par le trapèze. Mais le relâchement alternatif de l'un ou de l'autre des rhomboïdes permet, dans la marche, le déplacement du bord spinal de l'omoplate qui se produit alors comme on le verra plus loin. Chez les Mammifères à omoplate plus ou moins frontale, comme l'Homme, les rhomboïdes maintiennent cette dernière à une distance moyenne de la ligne médiane et s'opposent à son trop grand écartement, causé par exemple par les tractions exercées par les bras.

Le grand dentelé (*m. serratus anticus major*) et le releveur ou angulaire de l'omoplate (*m. levator scapulæ*) constituent, chez les Quadrupèdes marcheurs, un seul et même muscle en forme d'éventail qui s'attache

par son bord ventral, le plus étendu, aux côtes et aux apophyses transverses du cou, tandis que son bord dorsal s'insère au bord spinal et à la face interne du scapulum, le long de ce bord, jusqu'à l'angle cranial de l'os. Ces muscles forment donc chez ces animaux une sorte de sangle qui s'attache aux parties latéro-ventrales des côtes et des vertèbres cervicales, et au bord spinal de l'omoplate. Le tronc et le cou sont suspendus par cette sangle entre les deux omoplates qui les supportent pendant l'appui sur le sol.

Cette suspension extensible, opposée à la rigidité de l'articulation osseuse du pelvis avec le sacrum, est un des caractères les plus frappants de l'épaule, en même temps que la condition principale de la marche élastique et souple des Mammifères et de leur aptitude à se recevoir, dans le saut, sur les membres antérieurs. Le releveur de l'omoplate n'est pas partout aussi bien confondu avec le grand dentelé, et il peut s'en séparer plus ou moins, surtout sous l'influence de la forme et des rapports des parties en présence, comme on le voit bien chez l'Homme où la station debout et les modifications du squelette qui l'accompagnent, déterminent la séparation complète du grand dentelé et du releveur. Ce dernier devient un muscle vertical, qui suspend l'angle supérieur de l'omoplate à la colonne cervicale, tandis que le grand dentelé est un muscle principalement horizontal ou transversal qui fixe fortement l'omoplate contre le tronc ou bien qui, s'il prend appui sur l'omoplate fixée, peut dilater le thorax. Mais sa fonction de support du tronc, capitale chez les Quadrupèdes, est ici à peu près perdue sauf dans quelques attitudes anormales où elle peut s'exercer.

Rompant l'ordre suivi jusqu'ici et d'après lequel les muscles d'origine branchiale étaient rejetés après tous les autres, il faut parler maintenant de ces muscles, à cause du rôle considérable qu'ils jouent dans la fixation ou dans la suspension de l'épaule, se combinant avec les muscles précédemment décrits, pour former avec eux les appareils destinés aux nouvelles fonctions du scapulum dans le jeu du membre antérieur. Ces muscles sont : le trapèze et le sterno-cléido-mastoïdien. Le trapèze (*m. trapezius*, seu *cucullaris*), est un muscle plat, fort étendu, divisible en deux parties plus ou moins distinctes l'une de l'autre : une partie cervicale, allant de la ligne courbe occipitale et de la ligne médiane dorsale du cou (apophyses épineuses ou ligament cervical), à l'épine scapulaire, de même que la partie dorsale, venue des apophyses épineuses dorsales, quelquefois aussi des lombaires jusqu'au bassin. Le *m. sterno-cleïdo-mastoïdien* s'étend de la portion interne de la clavicule et du manubrium sterni à l'apophyse mastoïde et à la ligne courbe occipitale où il vient se continuer avec le trapèze. Ce muscle peut être considéré comme le

bord ventral d'une large lame musculaire enveloppant latéralement le cou, comme le faisait le constricteur branchial des Sélaciens, et dont le trapèze représente la partie dorsale. L'étendue et la disposition de cette lame sont naturellement très influencées par la forme des parties et notamment par la présence d'une clavicule et le rejet latéral de la cavité glénoïde du scapulum comme cela s'observe chez l'Homme. Dans ce cas le trapèze, qui est à son maximum de largeur, forme avec celui du côté opposé une vaste nappe musculaire située dans le plan frontal qui couvre tout le côté dorsal du tronc, s'attache sur la lèvre supérieure du bord postérieur de l'épine de l'omoplate et de l'acromion, puis se réfléchit en suivant ce dernier sur son bord ventral et sur le tiers externe de la clavicule. Un intervalle plus ou moins large sépare son bord ventral, en ce point, du bord latéral du sterno-cléido-mastoïdien, tandis que ces deux muscles se rejoignent vers la tête.

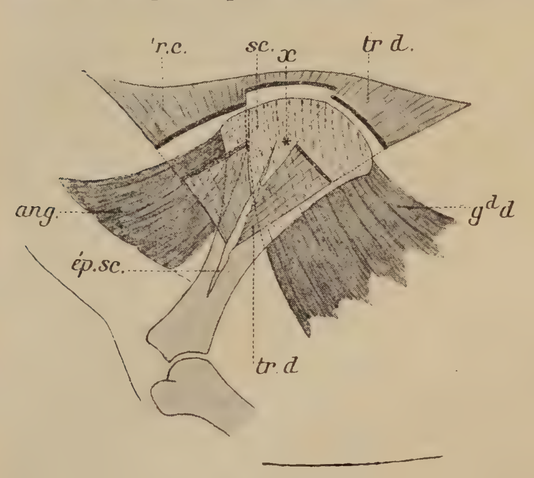


Fig. 144. — *Suspension du scapulum chez les Quadrupèdes sans clavicule.* Schéma.

ang., angulaire (releveur de l'omoplate) ; — *ép. sc.*, épine scapulaire ; — g^d *d.*, grand dorsal ; — *sc.*, scapulum ; — *tr. c.*, trapèze cervical ; — *tr. d.*, trapèze dorsal ; — *x.*, centre de rotation de l'omoplate.

Chez les animaux à thorax comprimé, et sans clavicule, la direction du trapèze d'un côté ne se continue point aussi simplement dans celle du muscle du côté opposé, mais ils forment au contraire comme les deux pentes d'une crête, plus ou moins verticales suivant les cas. L'absence de clavicule rapproche beaucoup la cavité glénoïde de la ligne médiane ventrale, les faisceaux claviculaires du trapèze manquent naturellement, de même que le plus souvent les faisceaux acromiaux, l'acromion faisant défaut en même temps que la clavicule. D'autre part une forte lame charnue, partie de l'apophyse mastoïde et de la ligne courbe occipitale vient s'insérer sur les aponévroses enveloppant le moignon de l'épaule et même se continuer avec des fibres allant jusque sur la partie distale de l'humérus. On admet que cette lame représente les fibres claviculaires du sterno-mastoïdien et du trapèze qui, ne rencontrant point la clavicule pour y prendre appui, se sont continuées avec la partie du deltoïde, qui chez les claviculés va de la clavicule à l'humérus, et forment avec

elle un muscle unique, le *mastoïdo-huméral* (*m. masto-humeralis*). Ce muscle, en tirant sur l'humérus — la tête servant de point fixe — ouvre l'angle zono-stylique et surtout entraîne légèrement en avant la partie ventrale du scapulum avec la cavité glénoïde, qui est ainsi protractée à chaque pas, tandis que le scapulum effectue un mouvement de rotation sur un axe transversal passant par lui et par le scapulum de l'autre côté, en un point que nous indiquerons plus tard. Ce mouvement de protraction du moignon de l'épaule est caractéristique de la marche des Mammifères non claviculés. Chez ces animaux la mobilité de l'omoplate est la plus considérable que l'on connaisse, et cet os se comporte presque comme un simple segment du membre antérieur, perdant pour ainsi dire toute fonction de ceinture pour ne devenir qu'un des rayons mobiles du membre. Les fibres sternales du sterno-cleïdo-mastoïdien qui n'ont pu concourir à la formation du masto-huméral à cause de leurs insertions fixes au thorax, constituent un sterno-mastoïdien propre (*m. sterno-mastoïdeus*) sans fibres claviculaires.

Étant donné ce qui a été dit de la réduction transversale de la ceinture par suite de la disparition de la clavicule on comprend qu'il est difficile de préciser si le masto-huméral est formé par les faisceaux claviculaires du sterno-mastoïdien seul, ou bien avec la participation plus ou moins large du trapèze, d'autant plus que chez le Cheval, par exemple, qui offre un masto-huméral, la portion cervicale du trapèze ne s'étend pas jusque vers l'occipital, mais s'arrête sur la face latérale de l'encolure. Mais si l'on réfléchit que les muscles des divers animaux ne sont que des adaptations spéciales d'ébauches générales qui, suivant les cas, développent davantage l'une ou l'autre de leurs parties, on ne sera plus tenté de rechercher des précisions qui ne peuvent être données. Le masto-huméral résulte de la combinaison d'un muscle branchial, dérivé de la nappe des constricteurs branchiaux, avec un muscle du membre supérieur ; c'est une vérité incontestable, mais vouloir retrouver dans sa portion branchiale l'équivalent exact de telle ou telle partie, de même origine, mais développée chez un animal dont les détails structuraux sont tout autres, ne peut aboutir à aucun résultat, à moins qu'il ne s'agisse d'animaux très rapprochés et entre qui des liens de filiation peuvent être légitimement admis.

A côté de ces muscles, il faut en citer un autre, particulier aux Mammifères, mais manquant à l'Homme d'après Cuvier, qui lui donnait le nom d'*acromio-trachélien*. Très intimement uni dans certains cas à la face profonde du masto-huméral (Cheval), il s'insère sur les apophyses transverses des quatre premières cervicales, puis il s'étale sur l'angle scapulo-huméral qu'il enveloppe, en s'attachant à la partie inférieure ou

acromiale de l'épine et en s'unissant au masto-huméral avec lequel il s'insère sur l'humérus. La nature de ce muscle est assez discutée. Sa fusion partielle avec le masto-huméral et son étalement sur l'aponévrose du moignon de l'épaule le rapprochent beaucoup des muscles branchiaux, bien que ses insertions sur les apophyses transverses cervicales et l'absence de l'innervation par la XIe paire l'en éloignent. Il me semble cependant plus naturel, à cause de ses insertions superficielles à l'épaule, de le rapprocher des muscles branchiaux que de le considérer avec Leche, sous le nom de *m. omo-cleido-transversarius*, comme un produit de différenciation du groupe musculaire d'où est sorti le releveur de l'omoplate qui s'insère, lui, beaucoup plus profondément à cet os, et ne va pas au bras. Le fait que, comme l'acromio-trachélien, le sterno-cléïdo-mastoïdien possède, outre son innervation par le spinal, des rameaux venus des nerfs cervicaux, montre que l'innervation ne peut s'opposer à ce qu'on rattache le premier au second. L'insertion sur l'épine de l'omoplate ou sur son processus acromial, caractéristique pour les muscles branchiaux des Mammifères dont cette épine est une acquisition propre, pourrait décider de cette question.

Suspension du scapulum chez les Mammifères sans clavicule. — Chez ces animaux où l'omoplate subit le mouvement pendulaire dont il a été question, le trapèze et le grand dentelé jouent un rôle très important dans le mode de suspension qui le permet. Les rhomboïdes peuvent être éliminés à ce point de vue, parce que leur contraction totale s'opposerait à tout déplacement du bord spinal, qui accompagne nécessairement le mouvement pendulaire et que l'on constate aisément, ou bien parce que la contraction d'un seul des deux, l'antérieur ou le postérieur, qui aiderait le déplacement du bord dans un sens ou dans l'autre, n'a rien à voir avec la suspension. Celle-ci est assurée par le fait que le trapèze s'insère à la portion moyenne de l'épine scapulaire seulement, en venant d'en haut, tandis que le grand dentelé s'attache au bord tout à fait supérieur en venant d'en bas. Il y a donc entre ces deux attaches un point intermédiaire par lequel passe l'axe transversal qui sert aux mouvements, et autour duquel les attaches du trapèze ou du grand dentelé peuvent être déplacées d'une quantité à peu près égale, ce qui est la condition même de ce mouvement (fig. 144, p. 306).

D'autres dispositions des fixateurs du scapulum doivent être signalées. Chez les Cétacés qui manquent de clavicule, mais dont l'omoplate ne présente point de mouvement pendulaire analogue à celui des Quadrupèdes marcheurs, cet os présente en outre quelques particularités intéressantes : il est plus étendu dans le sens cranio-caudal et son bord

spinal, convexe, est beaucoup plus long. La fosse sus-épineuse n'existe pour ainsi dire pas, n'étant représentée que par une étroite gouttière comprise entre le bord coracoïdien et l'épine scapulaire très peu saillante, très voisine de ce bord, et qui n'émet qu'à sa partie ventrale un prolongement acromial assez fort. La fosse sous-épineuse au contraire s'étend sur presque toute la face externe de l'omoplate (fig. 173).

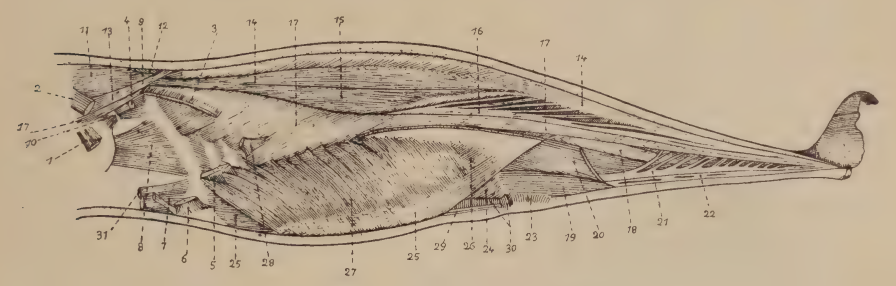


Fig. 145. — *Muscles du tronc de* Kogia breviceps.
D'après V. Schulte et de Forest Smith.

Les noms des muscles *en italiques* sont ceux qui se rapportent au texte.

1, *sternomastoïdien et mastohuméral* ; — 2, *rhomboïde antérieur* ; — 3, *rhomboïde postérieur* ; — 4, *releveur de l'omoplate* ; — 5, *grand dentelé* ; — 6, petit pectoral ; — 7, *sterno-hyoïdien* ; — 8, scaléne moyen ; — 9, scalène postérieur ; — 10, droit latéral de la tête ; — 11, semi-spinal de la tête ; — 12, spinal du dos ; — 13, splenius ; — 14, longissime ; — 15, ilio-costal thoracique ; — 16, ilio-costal lombaire ; — 17, transversaire supérieur ; — 18, transversaire inférieur ; — 19, ischio-caudal ; — 20, hypoaxial (portion superficielle) ; — 21, le même, portion latérale ; — 22, le même, portion ventrale ; — 23, releveur de l'anus ; — 24, ischio-caverneux ; — 25, droit de l'abdomen ; — 26, oblique interne ; — 27, oblique externe ; — 28, grand dorsal ; — 29, rétracteur du pénis ; — 30, bulbo-caverneux ; — 31, sterno-thyroïdien.

Cette dernière est fixée contre le thorax par deux rhomboïdes bien développés qui s'attachent à tout son bord spinal, puis par l'angulaire et par le grand dentelé qui s'insèrent seulement aux deux extrémités craniale et caudale du bord spinal, sur la face viscérale de l'os bien entendu. La réduction du grand dentelé, limité à l'angle caudal, s'explique aisément par celle de son rôle. Il n'y a pas de trapèze et le muscle que l'on a décrit parfois sous ce nom, n'est autre chose que le rhomboïde céphalique (Schulte et de Forest Smith). Il y a lieu de remarquer la réduction extrême de la partie de l'épine scapulaire répondant, chez les Quadrupèdes, à l'insertion du trapèze. Il y a un masto-huméral peu développé et un sterno-mastoïdien distincts l'un de l'autre.

Muscles fixateurs du scapulum chez les Chiroptères. — Chez les Chiroptères la fixation du scapulum est assurée d'une manière un peu particulière. Il y a un seul rhomboïde, le postérieur, qui va des apophyses épineuses des cinq premières vertèbres dorsales à la portion du bord

spinal située en arrière de l'épine scapulaire. Le grand dentelé est divisé en deux muscles, *le grand dentelé supérieur* qui s'attache aux quatre premières côtes, à la limite du tiers ventral et du tiers moyen de leur portion vertébrale, pour passer sous le scapulum doublé du muscle sous-scapulaire et aller s'insérer à la face profonde de son angle cranial. Cette portion répond au grand dentelé des Mammifères, sauf qu'elle s'insère seulement à l'angle cranial de l'os et non sur tout son bord spinal. L'autre portion (*grand dentelé inférieur*) est au contraire tout à fait spéciale aux Chiroptères et n'offre d'analogue que chez les Oiseaux. Elle s'attache aux côtes vraies suivant l'articulation de leurs parties vertébrale et sternale, c'est-à-dire plus extérieurement et moins profondément que le dentelé supérieur, et se porte de là à la moitié caudale du bord externe ou axillaire de l'omoplate sous lequel elle ne s'engage par conséquent jamais.

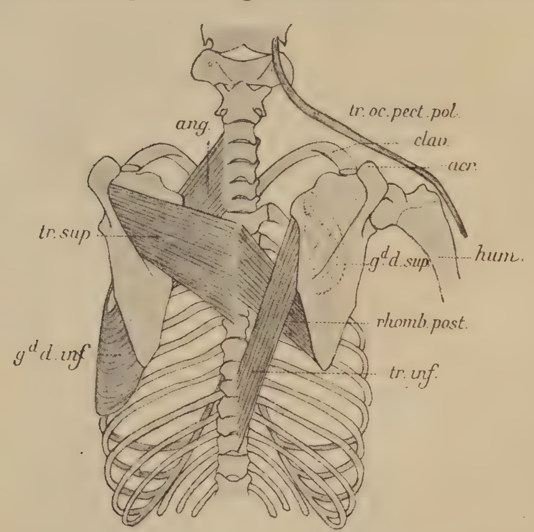


Fig. 146. — *Thorax et principaux muscles fixateurs de l'épaule*, Pteropus Edvarsi.

acr., acromion ; — *ang.*, angulaire ; — *clav.*, clavicule ; — *g^d d. inf.*, grand dentelé inférieur ; — *g^d d. sup.*, grand dentelé supérieur ; — *hum.*, humérus ; — *rhomb. post.*, rhomboïde postérieur ; — *tr. inf.*, trapèze inférieur (caudal) ; — *tr. oc. pect. pol.*, trapèze occipito-pectoro-policial ; — *tr. sup.*, trapèze supérieur (cranial).

Le releveur de l'omoplate est très développé. Il s'étend des apophyses transverses des quatre dernières cervicales au bord spinal de l'omoplate, auquel il s'insère depuis l'angle cranial jusqu'à l'épine scapulaire. Le trapèze dans lequel on peut ne considérer que la partie dorsale (la partie occipitale étant l'objet de controverses), est divisé en deux parties : l'une craniale et superficielle qui va des six premières vertèbres dorsales à l'acromion et aux deux tiers externes de l'épine scapulaire, l'autre caudale et profonde qui va des quatre dernières vertèbres dorsales et de la première lombaire au bord spinal de l'omoplate, depuis le point où celui-ci rencontre l'épine scapulaire jusqu'à son angle caudal. On remarquera que ces divers muscles sont disposés par paires se croisant presque à angle droit, l'angulaire de l'omoplate croisant le trapèze superficiel, et le rhomboïde le trapèze profond. Cette disposition qui rappelle celle des amares des navires, assure la fixité du scapulum d'une

manière très parfaite, parce que la contraction d'un des composants d'une même paire entraîne forcément celle de l'autre composant par suite des tiraillements qu'elle impose à ses fibres. Il semble aussi tout d'abord que la fixation du bord spinal est bien plus assurée que celle du bord axillaire auquel vient s'attacher le seul dentelé inférieur, en opposition avec les cinq autres muscles qui vont au bord spinal, mais il ne faut pas oublier que le grand pectoral qui s'insère à l'humérus, solidement relié lui-même à la cavité glénoïde par les muscles allant de l'omoplate au bras, remplit à merveille le rôle de fixateur de ce bord. Le scapulum est donc relié au tronc par une série de muscles qui pendant le vol supportent la plus grande partie du poids du corps, une très faible partie de ce poids reposant, par l'intermédiaire du patagium, sur les membres postérieurs. Il faut remarquer que la suspension du tronc pendant le vol est surtout à la charge des muscles fixateurs de l'omoplate, chez les Chiroptères, tandis que chez les Oiseaux une grande partie de ce travail est assurée par les connexions osseuses beaucoup plus nombreuses entre la ceinture et le thorax par suite de l'existence d'un zono-thorax.

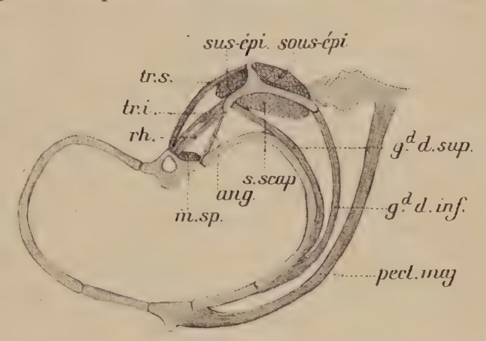


FIG. 147. — *Suspension du scapulum et de l'aile de* Pteropus. *Coupe transversale dans laquelle les différents muscles sont supposés ramenés dans le même plan.* Schéma.

ang., angulaire ; — *g^d d. inf.*, grand dentelé inférieur ; — *g^d d. sup.*, grand dentelé supérieur ; — *m. sp.*, muscles spinaux ; — *pect. maj.*, grand pectoral ; — *rh.*, rhomboïde ; — *sous-épi.*, sous-épineux ; — *sus-ép.*, sus-épineux ; — *s. scap.*, sous-scapilaire ; — *tr. i.*, trapèze inférieur ; — *tr. s.*, trapèze supérieur.

Muscles de la racine du membre. — Ces muscles ont subi d'assez grands changements. Le dorsal scapulaire est remplacé par le deltoïde (*m. deltoïdeus*) qui s'insère à la lèvre inférieure du bord caudal de l'épine scapulaire, au bord caudal de l'acromion, puis se continue en avant sur une partie de la clavicule, d'où les trois parties qu'on lui distingue souvent : scapulaire, acromiale, claviculaire. Toutes ses fibres convergent en un tendon lamellaire qui vient s'insérer sur le bord latéral de l'humérus souvent soulévé en une crête à ce niveau la *crête delto-pectorale*, qui s'étend du grand trochanter jusqu'à la partie moyenne de la diaphyse. On a vu la fusion de sa partie claviculaire avec les fibres correspondantes des muscles branchiaux pour former le masto-huméral chez les non claviculés.

Chez les animaux non claviculés, le deltoïde s'insère seulement à l'épine scapulaire et au métacromion lorsque celui-ci existe.

Au-dessous du deltoïde on trouve sur la face cutanée du scapulum deux muscles qui n'existaient pas chez les Sauriens, les *sus-* et *sous-épineux* (*m. supraspinatus* et *m. infraspinatus*) provenant pour certains auteurs des supracoracoïdiens émigrés sur le scapulum. Le supraspinatus naît de la fosse sus-épineuse passe sous l'acromion et vient s'insérer au tubercule latéral de l'humérus (grand trochanter). L'infraspinatus naît dans la fosse sous-épineuse et vient s'attacher au même trochanter que le précédent. Le petit rond (*m. teres minor*), qui suit le bord axillaire de l'omoplate et vient se fixer au grand trochanter paraît être une simple différenciation du sous-épineux. Le grand rond (*m. teres major*), différenciation probable du bord cranial du grand dorsal, s'attache à l'angle caudal du scapulum et va se fixer seul ou avec le grand dorsal au tubercule médial de l'humérus (petit trochanter), ou à une ligne partant de ce tubercule et se continuant en face de la crête delto-pectorale. Le sous-scapulaire (*m. subscapularis*), qui répond en partie au sous-coracoïdien scapulaire des Reptiles, occupe la face profonde ou viscérale du scapulum et vient se fixer au petit trochanter. Le grand dorsal s'étend des apophyses épineuses des vertèbres dorsales, lombaires et même sacrées, jusqu'à l'humérus, pour s'attacher au petit trochanter ou à une ligne qui continue ce dernier du côté distal. Ces trois derniers muscles sont donc rotateurs du bras en dedans, tandis que les trois précédents le tournent en dehors.

Le coraco-antibrachial des Reptiles est représenté vraisemblablement par une partie du biceps, son chef coracoïdien, tandis que le chef scapulaire de ce dernier muscle n'existe pas chez les Reptiles, mais est une acquisition des Mammifères à partir des Marsupiaux seulement, car il manque aux Monotrèmes. Chez la plupart des Mammifères inférieurs le biceps s'insère distalement à la fois au cubitus et au radius, son insertion à l'un à l'autre seulement. de ces deux os est un caractère secondaire. Le coraco-brachial (*m. coraco-brachialis*) qui va de l'apophyse coracoïde au bord médial de l'humérus est tantôt simple, tantôt divisé en plusieurs parties : *cor. brachialis brevis* et *cor. brachialis medius*. Le chef scapulaire (*m. anconæus longus*) des muscles anconés ou extenseurs de l'avant-bras, est bien développé ; il s'insère dans toute la partie craniale du bord axillaire du scapulum, souvent creusé en gouttière pour lui offrir une plus grande surface d'insertion, et va se continuer dans les autres extenseurs dont on a pu dénombrer jusqu'à cinq en plus de lui, à savoir : 2° *anconæus externus seu brevis* né de la face externe de l'humérus ; 3° *m. anconæus internus*

né de la face interne de l'os ; 4° *m. anconæus quartus* venu de la partie latérale et distale de l'humérus ; 5° *m. anconæus quintus* (ou *m. dorso-epitrochlearis*), né de l'insertion du grand dorsal ; 6° *m. anconæus sextus* ou *m. epitrochleo-anconæus*, qui naît du condyle médial de l'humérus. Ces différents faisceaux viennent tous converger sur l'olécrane.

A la face ventrale il y a d'abord un muscle superficiel, le grand pectoral (*m. pectoralis major* ou *m. ectopectoralis*), très développé, qui s'insère à la clavicule, à la ligne médiane du sternum et à la crête qui s'y trouve chez les Chiroptères, aux côtes et partiellement aussi à la ligne blanche abdominale, pour aller se fixer au-dessous du grand trochanter à la crête delto-pectorale. Plus profondément se trouve le petit pectoral (*m. pectoralis minor* ou *entopectoralis*), qui naît des cartilages costaux et des bords du sternum pour se porter au grand trochanter ou à la crête delto-pectorale, mais qui envoie en même temps un tendon à l'apophyse coracoïde et qui peut même se porter uniquement à cette dernière, comme chez l'Homme. On peut rattacher au groupe pectoral certains petits muscles sterno-ou cléïdo-scapulaires peu impotants : 1° le *m. subclavius* qui va de la première côte à la clavicule ; 2° le *m. sterno-scapularis*, qui va de la première côte ou du sternum à l'apophyse coracoïde ; 3° le *m. sterno-clavicularis anterior* qui va de l'articulation sterno-claviculaire à la partie sternale de la clavicule ; 4° le *m. scapulo-scapularis*, de la clavicule à l'extrémité antérieure de la lame scapulaire ; 5° le *m. costo-coracoïdeus* et enfin 6° le *sterno-coracoïdeus*. Le mode d'action du principal de ces muscles, c'est-à-dire de l'ectopectoral, varie avec les grandes différences que l'on peut rencontrer dans la forme de l'espèce et dans son genre de vie, mais d'une manière générale il est adducteur, c'est-à-dire empêche le bras de s'écarter du corps sous l'action du poids du tronc, et maintient le membre bien vertical.

III. — Membres (constitution générale)

Contrairement à ce que l'on croit généralement, les membres des Mammifères ne sont pas toujours orientés dans le sens parasagittal, mais ils peuvent offrir les trois directions décrites plus haut, horizontale, transversale, parasagittale. Cette dernière est d'ailleurs de beaucoup la plus fréquente. En outre la variété des détails de leur structure est telle qu'il faudrait presque autant de descriptions que d'espèces, suivant l'expression d'H. Milne-Edwards. Mais, cette grande richesse de formes mise à part, ils offrent toujours des caractères communs très spéciaux, qui les séparent nettement des membres examinés jusqu'ici, et qui, joints aux

traits fournis par les ceintures et par le reste de l'organisation, font ressortir avec une grande évidence l'isolement du type Mammifère.

La séparation complète de la ceinture pectorale d'avec le thorax, entraîne dans le fonctionnement du membre antérieur des Mammifères quelques particularités intéressantes qui ne manquent chez aucun Quadrupède marcheur, mais qui s'observent au plus haut degré chez ceux dépourvus de clavicule. Chez ces animaux, les deux membres étant parasagittaux la libération de l'omoplate résultant de l'absence de clavicule fait qu'elle arrive à constituer un des segments de la tige brisée servant de membre. On peut en effet admettre, en se plaçant au point de vue fonctionnel, que l'attache du membre antérieur au tronc est représenté par le point autour duquel oscille l'omoplate (x fig. 144). Par suite toute la longueur de celle-ci située en dessous de ce point répond fonctionnellement au segment supérieur (fémur) du membre postérieur. Le segment moyen de ce même membre est donné par l'humérus, l'inférieur par l'avant-bras et par la main se continuant l'un dans l'autre. Cette disposition, qui allonge beaucoup la tige brisée formée par le membre antérieur, jointe à l'attache élastique de celui-ci au tronc, donne à la marche beaucoup de facilité et de souplesse.

En même temps le membre postérieur se perfectionne par l'arrangement nouveau de l'angle pédieux qui concourt avec la disposition du membre antérieur à rendre la marche des Mammifères si souple et si parfaite. Jusqu'ici cet angle était formé par une simple plicature faite au niveau de l'articulation intertarsienne, entre les deux rangées du tarse demeurées chacune assez simple ; et en dehors du cas particulier des Crocodiles, qui diffère du reste beaucoup de celui que nous allons voir, l'angle pédieux ne comportait aucune disposition squelettique spéciale. A partir des Mammifères au contraire les os de la première rangée du tarse vont former un complexe très particulier, dont on verra plus loin les détails, et dont la première utilité est de donner un angle pédieux mieux tendu, à ressort plus parfait, rendant beaucoup mieux dans la station et dans la progression.

Ceci dit, voyons la constitution de chaque membre pris à part et considéré dans ses segments propres seulement.

Membre antérieur. — L'humérus est un os de longueur variable, dirigé d'avant en arrière et de haut en bas, de manière à former avec l'axe du scapulum un angle de grandeur variable suivant la forme générale de l'animal ,et qui se modifie d'ailleurs dans le fonctionnement. Sa face dorsale ou d'extension regarde en haut et en arrière, sa face ventrale ou de flexion est tournée en avant et ventralement ; son proximum pré-

sente un condyle plus ou moins arrondi situé sur l'axe du corps de l'os, c'est-à-dire terminal, mais cependant placé sur la face caudale, à cause même de la manière dont l'humérus se présente au scapulum par suite de son inclinaison en arrière. Ce condyle est flanqué en dehors d'une tubérosité saillante, le trochanter latéral ou grand trochanter qui se continue souvent vers le bas par une crête plus ou moins saillante la crête delto-pectorale. Du côté médial est situé une tubérosité plus faible, le petit trochanter. Les deux tubérosités tout en étant rattachées aux bords latéral et médial s'étendent aussi la face antérieure ou ventrale de l'os. Entre elles se trouve du même côté la gouttière bicipitale dans laquelle glisse le tendon du biceps. Le distum huméral est étendu de dehors en dedans, l'axe bitrochléen étant situé dans un plan horizontal ou frontal, et dirigé de manière que son extrémité primitivement craniale, préaxiale ou radiale, est maintenant latérale, tandis que son extrémité caudale est médiale. Il porte deux surfaces articulaires voisines l'une de l'autre, l'une latérale pour le radius, l'autre médiale pour le cubitus et dont la forme varie suivant l'arrangement de ces os. D'une manière générale la surface médiale ou cubitale, au lieu d'être saillante en condyle, est creusée en une poulie ou trochlée qui s'étend parfois sur toute la surface articulaire, le condyle radial se confondant plus ou moins avec la lèvre externe de cette poulie. Quoique terminales aussi, les surfaces articulaires distales de l'humérus sont plutôt sur la face de flexion, ventrale, que sur celle d'extension, dorsale, pour répondre à la direction du zeugopode venant au-devant d'elles, de bas en haut et d'avant en arrière. L'extrémité latérale de l'axe bitrochléen est prolongée en une saillie plus ou moins développée, l'ectépicondyle, de même que son extrémité médiale formant l'entépicondyle.

Le zeugopode est formé typiquement de deux os, le radius et le cubitus. Au cou de ces deux os sont placés l'un à côté de l'autre dans les formes primitives, le radius en dehors, le cubitus en dedans. Le radius s'articule plus lâchement avec le condyle radial sur lequel il peut se déplacer dans le sens antéro-postérieur et tourner sur son axe longitudinal. Il n'embrasse pas le condyle huméral comme le fait au contraire le cubitus pour la trochlée. A cet effet le proximum cubital est muni d'une crête saillante qui s'emboîte avec la poulie trochléenne d'autant plus étroitement qu'elle présente un bec ventral (l'apophyse coronoïde) et un bec dorsal, l'entourant sur plus de sa moitié. Le bec dorsal se continue du reste dans une forte saillie du proximum cubital, l'olécrane, qui se dirige en haut et présente un développement plus considérable que dans les types étudiés jusqu'ici .A leur articulation humérale le radius et le cubitus ont leur face de flexion regardant celle de l'humérus. Si ces os

restaient parallèles entre eux la main se trouverait donc dans la position dite de supination, c'est-à-dire la paume regardant en haut, dorsalement, le dos de la main ventralement ; mais cette position n'est pas compatible avec la marche, aussi est-elle remplacée chez tous les Quadrupèdes par une position nouvelle dite de pronation dans laquelle le radius croise le cubitus et où la paume de la main est ainsi appliquée au sol.

Pronation. — Chez l'Homme, la pronation est obtenue par la rotation du radius sur son axe longitudinal, rotation qui peut toujours se produire à quelque moment que ce soit de la course du zeugopode sur le stylopode dans un sens ou dans le sens opposé, pour donner alternativement les positions de supination et de pronation. Le cubitus peut aussi effectuer une légère rotation sur lui-même et participer ainsi à la pronation, néanmoins ce mouvement, dans son état parfait, est très particulier et ne se trouve que chez l'Homme et les Singes supérieurs. Il exige pour pouvoir se produire des conditions anatomiques qui ne se réalisent pas partout, à savoir : 1° la présence dans l'articulation radio-humérale d'un condyle huméral plus ou moins arrondi sur lequel roule une tête radiale creusée en cupule, ronde elle aussi, de manière à permettre la rotation axiale du radius ; 2° le fait que la main tout entière est dans la continuité du radius et qu'elle tourne avec ce dernier autour de l'extrémité distale du cubitus avec laquelle elle ne s'articule qu'indirectement. Si en effet le cubitus était en rapport direct avec une partie quelconque du carpe, comme cela arrive chez la plupart des Mammifères quadrupèdes, cette rotation de la main autour du cubitus ne serait pas possible, ou ne pourrait s'exercer qu'avec une très faible amplitude. Il n'y aurait pas rotation, mais léger déplacement. Si d'autre part le condyle radial de l'humérus au lieu d'être arrondi et saillant comme chez l'Homme était plus ou moins creusé en poulie comme chez la plupart des Quadrupèdes, la rotation longitudinale du radius ne serait pas possible ni par suite la pronation.

La position de pronation existe pourtant chez tous les Mammifères marcheurs. Comment s'est-elle donc produite ? Incontestablement par le mode de développement des os du zeugopode, par leur accroissement particulier, qui leur a donné une torsion permanente entraînant le retournement de la main et l'application de sa paume sur le sol. Dans cet accroissement spécial les os du zeugopode n'ont pas eu d'ailleurs à effectuer tout le déplacement qu'ils auraient dû accomplir s'ils étaient partis d'un état analogue à celui de la supination humaine, parce que, comme on le verra plus loin, ces deux os ne sont pas placés

chez l'embryon dans la position de supination, l'un latéral (radius), l'autre médial (cubitus), mais bien plutôt dans un état intermédiaire et rappelant le primitif, le radius en avant, le cubitus en arrière, ou mieux l'avant-bras est en demi-pronation. Ainsi la moitié du chemin est déjà faite et le déplacement à effectuer par la main est beaucoup moins considérable qu'il ne paraît au premier abord.

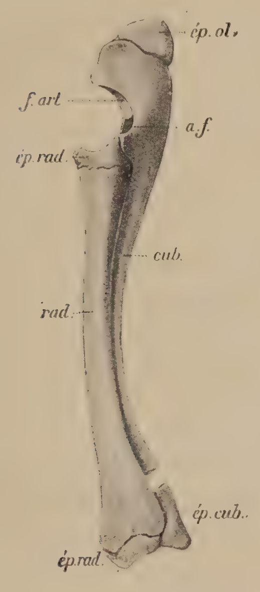


FIG. 148. — *Avant-bras gauche de Chevreau, face latérale.*

a. f., arrière-fond de la cavité articulaire ; — *cub.*, cubitus ; — *f. art.*, facette articulaire ; — *ép. cub.*, épiphyse cubitale ; — *ép. ol.*, épiphyse olécranienne ; — *ép. rad.*, épiphyse radiale ; — *rad.*, radius.

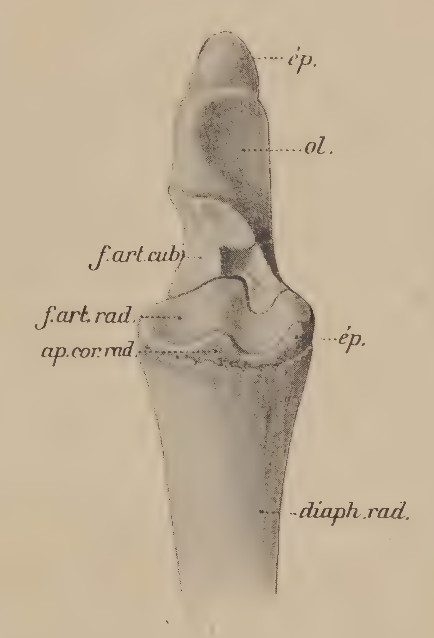


FIG. 149. — *Proximum de l'avant-bras gauche de Chevreau, vu par sa face antérieure.*

ap. cor. rad., apophyse coronoïde du radius ; — *diaph. rad.*, diaphyse du radius ; — *ép.*, épiphyse ; — *f. art. cub.*, facette articulaire cubitale ; — *f. art. rad.*, facette articulaire radiale ; — *ol.*, olécrane.

Migration du proximum du radius. — D'ailleurs la pronation des Mammifères quadrupèdes se réalise sous des formes multiples, partant d'un état assez voisin de celui de l'Homme où le radius est le moins développé des deux os du zeugopode au niveau du coude, pour arriver jusqu'au point où il envahit presque tout ce dernier et où il supplante presque entièrement le cubitus, le réduisant pour ainsi dire à n'être plus qu'une simple apophyse annexée à son propre corps. Chez l'Éléphant par exemple le proximum radial est placé latéralement dans le coude

et le radius croise complètement le cubitus, à la partie moyenne de l'avant-bras, pour se porter au côté interne, où il se continue avec la partie interne du carpe, tandis que le distum du cubitus, devenu latéral, se continue avec une partie du carpe plus étendue que chez les autres Mammifères.

Chez d'autres animaux le proximum du radius se déplace peu à peu, passant au-devant du cubitus, de manière à former la lèvre ventrale de la charnière du coude, d'abord constituée par l'apophyse coronoïde du cubitus, et il acquiert un bec cranial qui remplace cette dernière (fig. 149). Naturellement dès que son déplacement en avant est achevé et que son bec ventral est formé, le radius ne peut plus tourner sur son axe longitudinal ; il ne peut accomplir, comme le cubitus, que des mouvements de flexion ou d'extension sur l'humérus. Bientôt le proximum radial s'étend dans le sens transversal (fig. 149). Il envahit la trochlée cubitale dans toute sa portion antérieure, si bien que le cubitus ne touche plus la tête humérale que du côté caudal et sur une très faible surface, comme on le voit chez les Ruminants. La diaphyse du cubitus se réduit dès lors à une mince baguette qui se confond bientôt entièrement avec le radius et ses deux extrémités seules restent distinctes, la proximale formant un olécrane très puissant et la distale constituant une petite apophyse en forme de pointe qui contribue à perfectionner l'engrènement de l'articulation du poignet. Ainsi par l'évolution graduelle vers le type exclusivement marcheur dans lequel un mouvement de pronation est devenu tout à fait inutile et même contraire à la perfection du mouvement unique d'ouverture et de fermeture du coude, nécessaire à la course, un des deux os du zeugopode arrive à un degré d'atrophie que l'on n'avait pas rencontré chez les Sauropsidés.

Main. — Dans les Mammifères primitifs la main, pentadactyle, offre une constitution très voisine du type donné dans le schéma général. Elle possède une première rangée carpienne comprenant les trois os canoniques : un radial (scaphoïde ou *naviculare*), un intermédiaire (semi-lunaire ou *lunatum*), un cubital (pyramidal ou *triquetrum*), un os central qui disparaît souvent en se fusionnant avec un des os du carpe. La seconde rangée du carpe comprend quatre os seulement, parce que les 4e et 5e carpiens sont toujours fusionnés en un seul os, l'unciforme ou os crochu (*hamatum*). Le carpien le plus interne est le trapèze (*multangulum majus*), le suivant le trapézoïde (*multangulum minus*), le troisième le grand os (*os magnum* ou *capitatum*).

Au côté cubital de la première rangée s'ajoute un os sésamoïde qui atteint dans certains cas un assez grand développement et qui

se forme dans le tendon du cubital antérieur, c'est le *pisiforme* Au côté opposé on voit, mais beaucoup plus rarement, un sésamoïde radial arrondi, relié au tendon du *m. flexor carpi radialis* (m. radial interne ou grand palmaire de l'anatomie humaine). C'est lui qui forme chez la Taupe l'os en faucille placé au bord radial de la main. Ces deux sésamoïdes (cubital et radial) sont généralement considérés non comme des restes rudimentaires de rayons digitaux disparus, mais comme des formations spéciales susceptibles de prendre plus d'importance dans des cas particuliers, comme le montre le sésamoïde radial de la Taupe.

Il y a cinq métacarpiens et cinq doigts pourvus, sauf le premier qui n'en a que deux, de trois phalanges. A cause de cela on considère parfois le premier métacarpien comme manquant et comme remplacé par la première phalange qui aurait pris l'aspect d'un métacarpien. On s'est appuyé pour soutenir cette opinion sur le fait que l'ossification de cette pièce rappelle celle des phalanges par son unique épiphyse située à l'extrémité proximale de l'os et non celle des métacarpiens dont l'unique épiphyse est au contraire distale. Mais il est un argument embryologique qui paraît trancher la question en sens inverse et en faveur de la diminution normale du nombre des phalanges au pouce, c'est le suivant : Dans l'embryon les métacarpiens apparaissent simultanément au sein de la masse commune de mésenchyme, et atteignent par leur extrémité distale le bord de la palette chiridienne, qu'ils soulèvent en autant de festons, tandis que les doigts ne se forment que plus tard, chacun par un bourgeon libre naissant indépendamment de ses voisins sur l'extrémité de chaque métacarpien. Or le segment basilaire du pouce se comporte dans ce processus comme un métacarpien vrai, naissant à côté de ces derniers au sein même de la palette, et ne portant que secondairement le bourgeon d'où proviendra le pouce.

La main continue le zeugopode et s'articule largement avec lui, le radius étant en contact avec le radial et une partie de l'intermédiaire, le cubitus avec le reste de cet os et le cubital. Il en est ainsi dans la presque totalité des Mammifères. Chez l'Homme seulement et les Singes anthropomorphes, la surface proximale du carpe s'articule avec le radius seulement, comme on l'a vu à propos de la pronation. Le carpe peut se fléchir et s'étendre plus ou moins sur le zeugopode et présenter aussi chez l'Homme et les grands Singes des mouvements de latéralité plus ou moins prononcés, mais jamais il ne forme avec l'avant-bras un angle assez marqué pour que l'articulation zeugo-carpienne doive passer sur la face dorsale du carpe comme c'est le cas au contraire au tarse.

La main s'applique sur le sol, par une longueur variable de son étendue comme on le verra plus loin, mais jamais par toute sa longueur et le

carpe est toujours relevé, au moins en partie. En s'appliquant sur le sol la main forme avec l'avant-bras un angle ouvert en avant, comme celui que forme le pied, mais qui diffère beaucoup de ce dernier, parce qu'il n'est point opposé à l'angle stylo-zeugopodique qui le précède, mais au contraire orienté dans le même sens, et ouvert en avant. Cet angle n'agit donc point comme ressort actif à la manière de l'angle pédieux, et sa formation répond à de tout autres nécessités : premièrement à celle de fournir une large base d'appui au membre, ce qui ne peut se faire qu'en écartant les rayons de l'extrémité ou en les inclinant fortement sur l'axe du zeugopode de manière à les faire entrer plus largement en contact avec le support; secondement à celle d'établir entre cette base et le segment qui la suit une articulation souple qui facilite leur fonctionnement. La formation d'une large base d'appui s'observe toujours, alors même que la main ne touche le sol que par l'extrémité d'une seule phalange, comme chez le Cheval où l'on voit cette extrémité phalangienne s'étaler en un sabot largement ouvert en arrière, au lieu de rester mince et pointue comme dans les autres cas. Quant à la nécessité d'une articulation souple entre l'appui et le zeugopode, elle est prouvée par le fait que cette articulation existe même au pied chez le Cheval où les phalanges forment un angle marqué, ouvert en avant, comme à la main. Tous ces détails sont nécessaires car il importe de bien préciser la disposition et le rôle des divers angles que peuvent présenter les membres, afin d'éviter des reconstructions fautives comme il y en a tant.

Les os de la deuxième rangée du carpe sont toujours moins nombreux que les métacarpiens puisque le 4e et le 5e sont fusionnés en un seul, et cette concentration continue à mesure que l'on passe à la première rangée, où le radial répond à la fois aux deux premiers carpiens de la seconde et à une partie du central ou du grand os, c'est-à-dire sert à l'appui du doigt médian, tandis que le cubital porte les deux doigts externes. En revanche alors même que le nombre des métacarpiens et des doigts diminue, celui des carpiens ne diminue jamais dans la même proportion, et il reste toujours dans chacune des deux rangées carpiennes plusieurs carpiens, isolés ou confondus les uns avec les autres. C'est que le carpe est un article intermédiaire entre les métacarpiens et l'avant-bras, dans lequel les pressions transmises à ce dernier par les doigts se divisent et se répartissent sur plusieurs territoires distincts dans lesquels elles s'amortissent.

La disposition du membre antérieur en trois segments séparés par deux angles ouverts en sens inverse comporte l'utilisation presque exclusive de certains muscles à la façon de ressorts maintenant les angles dans un

état moyen d'ouverture, nécessaire dans la station. Les ressorts de chaque angle sont fournis principalement par un muscle direct, c'est-à-dire tendu entre les deux segments consécutifs, angulairement articulés entre eux ; secondairement, et dans des mesures variables suivant les mouvements, par les autres muscles directs ou indirects placés autour du même angle. Ainsi l'angle zono-stylique de l'épaule est maintenu principalement par le muscle sus-épineux qui agit constamment comme un ressort, mais qui peut être aidé soit par la portion claviculaire du deltoïde lorsqu'elle existe soit, et d'une manière beaucoup plus indirecte, par le grand pectoral qui, tendant à ouvrir l'angle scapulo-huméral, contribue à le maintenir, contre l'action de la pesanteur, dans un degré moyen d'ouverture que cette dernière tendrait au contraire à réduire. L'angle cubital ou stylo-zeugopodique a pour ressort actif le groupe des anconés dont les éléments directs s'attachent à l'humérus, le faisceau scapulaire étant indirect, et comme accessoires les muscles fléchisseurs de la main et des doigts dont les premiers s'opposent par leur contraction à la fermeture de l'angle stylo-zeugopodique et dont les seconds tendent à ouvrir davantage l'angle formé par la main sur l'avant-bras par suite à relever un peu le carpe au-dessus du sol.

Membre postérieur. — Le fémur est un os long dirigé de haut en bas et d'arrière en avant. Articulé avec la cavité cotyloïde qui comprend une importante partie ventrale et qui par suite est ouverte en dehors et en bas au lieu de regarder surtout en bas comme la cavité glénoïde de l'épaule, il entre en contact avec l'os iliaque non pas par le prolongement de son grand axe comme le fait l'humérus, mais par son bord interne. Sa tête articulaire n'est donc pas terminale, mais interne et portée sur un col plus ou moins saillant qui se dirige de bas en haut et de dehors en dedans. Ce col est parfois très court et la tête articulaire se rapproche beaucoup de l'axe de la diaphyse, comme chez le Cheval et plus encore chez les très lourds Mammifères : mais cependant elle est toujours située sur le bord interne du proximum fémoral qu'elle déborde en dedans. La tête articulaire devient vraiment terminale dans certaines adaptations spéciales que nous verrons plus loin (Chiroptères, Monotrèmes). De chaque côté de la tête fémorale on trouve d'habitude une tubérosité ou trochanter. Le trochanter externe placé sur le bord post-axial du membre est le plus développé, il forme le grand trochanter dont le bord libre se dirige en arrière. Le trochanter interne (bord préaxial) est plus petit et manque parfois, c'est le petit trochanter. Le grand trochanter se continue le long du bord externe de l'os par une crête fessière représentée parfois par une simple ligne d'insertion pour

le glutæus maximus, d'autrefois par une vraie crête et qui se termine à la hauteur du tiers moyen de l'os par une forte saillie, le troisième trochanter, développé dans divers groupes notamment chez les Périssodactyles, certains Édentés, le Galéopithèque, et qui donne attache au fascia lata ou au fessier superficiel. La diaphyse fémorale est généralement convexe et lisse dans son bord cranial et parcourue sur son bord caudal par une ligne d'insertions plus ou moins marquée, la ligne âpre. Elle se termine distalement par deux condyles l'un interne, l'autre externe, séparés l'un de l'autre, en arrière, par une profonde échancrure. En avant cette échancrure est peu profonde et constitue une simple gorge sur laquelle glisse la rotule et dont la surface articulaire se continue avec celle des condyles (Homme). Chez les animaux à angle poplité aigu, la gorge rotulienne devient presque terminale et perpendiculaire à la diaphyse, tandis que les condyles sont rejetés sur la face postérieure du fémur. Le zeugopode est formé par deux os, le tibia et le péroné, le premier en dedans, le second en dehors. Ils occupent donc la position dite de pronation, mais il n'y a point pronation véritable puisqu'il n'y a eu aucun changement dans les rapports primitifs de ces deux os qui se sont conservés intacts, le tibia étant toujours préaxial, le péroné postaxial. Seulement la rotation du membre effectuée au niveau de sa racine a amené son bord préaxial en dedans, suivant toute sa longueur, tandis que la rotation inverse de l'humérus a amené le bord préaxial en dehors, nécessitant la correction de la pronation pour l'avant-bras. Cette inversion primordiale des deux membres a entraîné une différence radicale entre les os du zeugopode de chacun d'eux. Tandis qu'à l'avant-bras, à cause du léger déplacement du proximum radial dans le sens cranial, le proximum cubital s'est trouvé légèrement rejeté en arrière, et est devenu ainsi l'attache des extenseurs du zeugopode — ce qui conserve l'olécrane jusque dans les Mammifères à cubitus le plus réduit — à la jambe l'attache des extenseurs s'est portée sur le tibia qui prend le rôle prépondérant ; le péroné cesse de s'articuler avec le condyle latéral ou externe du fémur, sauf dans quelques exceptions, et, le plus souvent, il vient simplement s'appuyer en dessous du proximum tibial élargi en un plateau sur lequel reposent les deux condyles. L'extrémité proximale du péroné se réduit donc beaucoup, mais elle ne disparaît complètement que chez certains Ruminants. Son extrémité distale plus persistante se retrouve toujours soit libre, soit soudée avec la partie correspondante du tibia, soit sous la forme d'une simple apophyse née d'un point d'ossification propre chez les Ruminants (fig. 153). Chez tous les Artiodactyles elle offre une facette articulaire pour le calcanéum de même que chez les plus anciens Périssodactyles,

les Proboscidiens, quelques Marsupiaux, le Lièvre ; mais ce sont les seuls avec les Monotrèmes, dont on parlera plus loin, chez qui le distum du zeugopode s'articule avec les deux os du tarse et chez le Lièvre ce distum paraît formé par le tibia seul, le péroné étant fusionné avec ce dernier. Partout ailleurs cette articulation se fait avec l'astragale seul. Le tibia fournit la plus grande étendue de l'articulation tibio-astragalienne, et le péroné n'y concourt que par une petite facette qu'il offre à l'astragale et qui est portée par la saillie distale constituant la malléole externe, tandis que du côté interne le tibia donne une saillie correspondante, mais moins marquée, la malléole interne.

Pied. — Le pied offre comme on l'a déjà dit une structure spéciale en rapport avec la place et la fonction qu'il prend dans le membre. Partant d'un modèle cartilagineux assez voisin de celui du carpe et comprenant comme lui une première rangée de trois pièces (tibiale, intermédiaire, péronéale) et une seconde rangée de quatre pièces (trois premiers tarsiens, et une pièce formée de la fusion du 4e et du 5e) ; il renferme aussi un central bien développé, placé plus près du bord interne. Mais ces pièces vont se fusionner et se grouper d'une manière particulière. Le tibial restera libre comme sésamoïde du bord interne, ou bien se fusionnera avec le central, formant le scaphoïde. L'intermédiaire va se développer énormément et donner l'astragale (BAUR), que d'autres auteurs regardent comme né de l'union du tibial et de l'intermédiaire. Le péronéal, qui prendra aussi un grand développement, deviendra le calcanéum. Le central, simple ou fusionné avec le tibial, donnera le scaphoïde compris entre l'astragale et les trois premiers tarsiens ou cunéiformes, les deux derniers tarsiens, soudés, constituant le cuboïde. Mais ce qui est plus important encore que la fusion partielle de ces pièces en des os nouveaux par rapport à ceux du carpe, c'est le déplacement que subissent certaines d'entre elles, et qui ne s'observe que chez les Mammifères exclusivement où il est en rapport avec la structure très spéciale de l'articulation zeugo-autopodique.

Chez tous les Sauropsidés les os de la première rangée du tarse, qu'ils restent isolés ou qu'ils se confondent comme chez les Sauriens, demeurent les uns par rapport aux autres sur un même plan, dans lequel ils se rangent régulièrement du bord interne au bord externe du pied, chacun s'accolant à son voisin, sans chercher à le dépasser ou à le chevaucher d'une manière quelconque. L'articulation entre le zeugopode et cette première rangée se fait toujours par le bord proximal du tarse et ce dernier continue régulièrement les os de la jambe, l'articulation qui les réunit étant perpendiculaire à l'axe de la jambe et à celui du pied qui

se continuent l'un dans l'autre, au moins jusqu'au niveau de la seconde rangée tarsienne.

Chez les Mammifères il en est tout autrement et l'astragale développe sur sa face dorsale une forte saillie articulaire qui va former la majeure partie de l'articulation du pied avec la jambe. En même temps cet os chevauche en partie le calcanéum à la face dorsale duquel il se place d'une manière plus ou moins marquée. En effet l'astragale présente maintenant trois parties : 1° sa poulie articulaire pour le zeugopode, saillante sur la face dorsale du pied ; 2° un prolongement cranial qui descend en avant et un peu en dedans, sa *tête*, qui s'articule avec le scaphoïde et qui en même temps s'appuie en dessous, du côté ventral, sur une apophyse du calcanéum disposée pour le recevoir, le *sustentaculum tali ;* 3° une partie située en dessous de la poulie articulaire, dirigée en dehors et en arrière, et qui s'appuie plus ou moins largement sur le corps même du calcanéum. Ce dernier se trouve donc ainsi au-dessous de l'astragale, ce qui explique son exclusion presque absolue de l'articulation zeugo-autopodique.

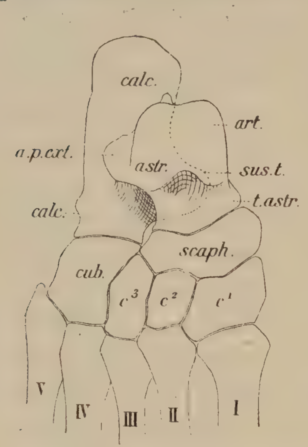


Fig. 150. — *Tarse humain pour montrer le chevauchement de l'astragale sur le calcanéum.* Schéma.

a. p. ext., apophyse postéro-externe ; — *art.*, surface articulaire ; — *astr.*, astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — c^1, c^2, c^3, premier, deuxième, troisième cunéiformes ; — *scaph.*, scaphoïde ; — *sus. t.*, sustentaculum tali ; — *t. astr.*, tête de l'astragale ; — I à V, premier à cinquième métatarsiens.

Dans les pieds construits de cette manière, la jambe fait donc porter son effort principalement sur l'astragale et ce dernier le transmet à son tour sur le calcanéum par les deux facettes articulaires (postéro-externe et antéro-interne), qui le relient avec lui. Ensuite cet effort est transmis dans la partie distale du pied par deux voies : 1° par le cuboïde qui s'articule avec le calcanéum et qui relie ce dernier aux deux derniers rayons du pied (4e et 5e orteils) ; 2° par la tête de l'astragale qui s'appuie sur le scaphoïde, et par les trois cunéiformes consécutifs à ce dernier, aux trois rayons internes du pied.

D'un autre côté le calcanéum se trouve aussi porter sur la jambe le principal effort du pied lorsque l'angle pédieux s'ouvre et tend à soulever le membre puis le tronc. Lorsque les gastrocnémiens superposent à leur tonicité ordinaire — qui suffit à maintenir ouvert l'angle pédieux comme le ferait un ressort —une contraction plus ou moins forte, aidée

ou non par l'action des fléchisseurs du pied et des doigts, celle-ci tend à ouvrir davantage l'angle pédieux et à repousser en haut le zeugopode et toute la partie supérieure du membre et son action s'exerce sur la jambe par l'intermédiaire du calcanéum qui la transmet à l'astragale par les deux points d'appui signalés plus haut à savoir la surface calcanéo-astragalienne postéro-externe et le sustentaculum tali. Astragale et calcanéum ne sont donc point deux pièces grossièrement équivalentes d'une rangée tarsienne qui ne serait elle-même qu'une simple liaison entre deux segments consécutifs du membre, mais bien deux pièces conjuguées et corrélatées l'une avec l'autre. Cette liaison explique pourquoi aucune d'elle ne disparaît jamais, quelle que soit la réduction des rayons du pied qu'elle commande. Lors même que les rayons externes seuls du pied persistent, comme chez les Kangouroos, l'astragale, bien qu'étroitement lié avant tout aux rayons internes garde toute sa taille et toute son importance. L'astragale des Ruminants offre une constitution un peu spéciale pour laquelle on renvoie à la page 332.

En dehors de la disposition compliquée de la première rangée des os du tarse, le pied ne présente rien de particulier, et notamment la seconde rangée tarsienne est formée de quatre pièces rappelant assez bien les correspondantes du carpe. Certains détails sur les métatarsiens et les doigts seront donnés plus loin, à propos de cas particuliers.

Envisagé au point de vue de ses angles et des muscles qui en constituent les ressorts actifs, le membre postérieur appelle les remarques suivantes : l'angle zono-stylique a pour muscles directs les adducteurs, pour muscles indirects les ischio-tibiaux et l'ischio-péronéal. L'angle poplité a pour muscle direct le muscle triceps crural et particulièrement ses faisceaux fémoro-rotuliens (vastes et carré fémoral), qui sont directs, le droit antérieur n'étant qu'indirect. L'angle inférieur ou pédieux a pour tenseurs les gastrocnémiens auxquels s'ajoutent comme muscles indirects les fléchisseurs du tarse et des doigts.

Dans la marche ordinaire les différents angles d'un même membre ne subissent que peu de changements et s'ouvrent ou se ferment peu, l'angle cubital au membre antérieur, l'angle pédieux au membre postérieur faisant à peu près tous les frais du mouvement qui se réduit d'autre part à une faible oscillation pendulaire de la tige brisée qu'ils forment par leur ensemble. Au contraire dans la course, dans le repos ou dans certains mouvements particuliers comme le saut, le cabrer, ils subissent de bien plus grands déplacements, comme on le verra plus loin.

IV. Membres (formes spéciales de l'autopode et allures diverses).

En dehors des traits généraux rapportés ci-dessus les membres présentent certaines dispositions spéciales, suivant la manière dont ils prennent contact avec le sol et qui ont été distinguées sous les noms de plantigradie et de digitigradie. Nous les étudierons ci-après.

Plantigradie. — La plantigradie s'observe chez tous les marcheurs claviculés où elle peut se combiner avec certaines adaptations de l'autopode à d'autres fonctions comme le fouir, le grimper, le nager. Elle se rencontre aussi chez certains marcheurs sans clavicule. Il importe de bien préciser en quoi consiste la plantigradie pour éviter des confusions et par suite des reconstructions inexactes.

La disposition plantigrade qui se rencontre d'habitude à la fois dans le pied et dans la main, consiste dans le fait que l'autopode s'appuie sur le sol non pas par toute sa surface plantaire, comme on le dit souvent à tort, mais par la plus grande partie de cette surface et notamment par celle des doigts et des métapodiaux, mais pas au delà de la racine de ces derniers, car le carpe ou le tarse sont toujours plus ou moins relevés au-dessus du sol et la tubérosité calcanéenne, en particulier, en est toujours très éloignée, au moins dans la marche ou dans la station ordinaire. Dans certaines attitudes particulières il se peut que le talon vienne s'appuyer sur le sol, et c'est ce qui a amené une confusion fâcheuse entre la plantigradie de l'Homme qui est véritable et totale, et celle de certains plantigrades qui en diffère absolument puisque jamais chez eux le talon n'appuie sur le sol pendant la marche .L'angle pédieux ne peut en effet remplir son rôle de ressort, agent automatique de la marche et de la station, qu'autant que ses deux branches, maintenues à un écartement moyen, peuvent se mouvoir l'une sur l'autre pour changer cet écartement. Si l'une d'elles est fixée, par appui de toute sa longueur sur le sol, le rôle de ressort qui appartenait auparavant à l'angle pédieux est maintenant aboli et cet angle perd la majeure partie de sa signification. Aussi jamais ne voit-on ce fait se produire pendant la marche, ou, si on l'observe parfois, comme chez les Ours, lorsqu'ils se mettent debout ou s'assoient sur leurs talons, c'est là une attitude temporaire qui diffère beaucoup de leur mode de progression ordinaire, et dans laquelle le rôle des muscles est un peu changé. On verra plus loin d'autres exemples de cas considérés à tort comme rentrant dans la plantigradie (p. 409).

A la main comme au pied le basipode ne touche pas le sol mais, à cause de la continuité signalée plus haut entre l'avant-bras et la main (absence d'un angle zeugo-autopodique inverse du cubital), jamais l'articulation zeugo-autopodique ne se trouve reportée à la face dorsale de la main comme elle l'est au pied.

La large surface plantaire en contact avec le sol dans cette allure doit être considérée comme formant un socle ou un support pour le corps ; son étendue permet aussi une facile adhérence de l'autopode aux corps sur lesquels il repose et notamment aux surfaces étroites comme celles des branches, sur lesquelles il se moule et qu'il embrasse ainsi étroitement. De même la conservation de tous les doigts dans les membres plantigrades permet l'adaptation de tous ou plus spécialement de certains d'entre eux au travail de fouissement, ou à d'autres fonctions comme on l'a déjà dit. Des pelotes de tissu cellulo-adipeux, revêtues de peau nue, sont développées dans certains points de la plante, notamment sous les articulations métapodio-phalangées, sous les métapodiaux et même sous le talon lorsque ce dernier est susceptible de s'appliquer momentanément sur le sol.

Le développement des membres dans le sens exclusif de la marche entraîne cependant l'abandon de la plantigradie pour passer à la digitigradie qui comprend elle-même divers degrés et qui s'accompagne aussi de réductions plus ou moins importantes dans le nombre des doigts. Mais cette transformation, qui d'habitude se fait sentir aux deux membres à la fois, peut, dans certains cas, porter sur une seule paire d'entre eux. Ainsi chez les Kanguroos la main garde à peu près la structure plantigrade et par conséquent reste apte à saisir tandis que le pied a pris une structure spéciale, une sorte de digitigradie excessivement prononcée et devient seulement propre à la marche. Dans les animaux bons marcheurs, au contraire, la digitigradie s'observe aux deux membres dont les segments terminaux, des métapodiaux à la dernière phalange, deviennent tout à fait semblables aux deux membres, si bien que la même description leur convient dans cette étendue, et que l'on ne peut faire aucune distinction entre le pied et la main du Cheval considérés dans les limites qui viennent d'être dites.

Digitigradie. — La digitigradie consiste en ce que les doigts seuls, leur dernière phalange (Bœufs) ou même l'extrémité distale seulement de la dernière phalange (Chevaux) sont en contact avec le sol. Elle s'accompagne toujours d'un relèvement des métapodiaux qui, d'horizontaux qu'ils étaient jusqu'alors, deviennent obliques de bas en haut et d'avant en arrière, et se rapprochent beaucoup de la verticale. En même

temps ces os s'allongent, tandis que les doigts subissent un raccourcissement relatif, c'est-à-dire n'offrent plus du tout, par rapport aux métapodiaux, la longueur qu'ils montraient en général chez les plantigrades.

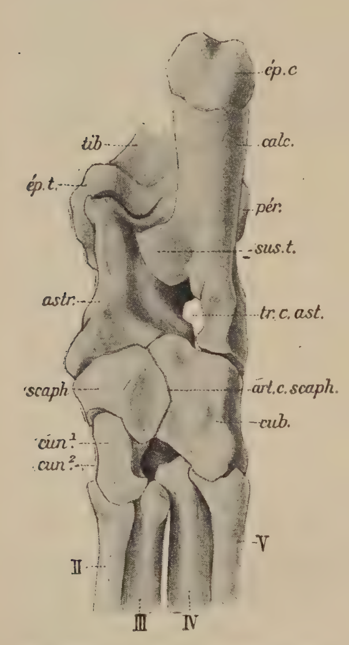


Fig. 151. — *Pied de Porc jeune, vu par sa face postérieure ou ventrale.*

art. c. scaph., articulation cubo-scaphoïdienne ; — *astr.*, astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *ub.*, cuboïde ; — *cun*[1], *cun*[2], premier, deuxième cunéiformes ; — *ép. c.*, épiphyse calcanéenne ; — *ép. t.*, épiphyse tibiale ; — *pér.*, péroné ; — *scaph.*, scaphoïde ; — *sus. t.*, sustentaculum tali ; — *tib.*, tibia ; — *tr. c. ast.*, trou calcanéo-astragalien ; — II à V, deuxième à cinquième métatarsiens.

On trouve des animaux digitigrades avec une main pentadactyle, le Chien par exemple et beaucoup de Carnivores, mais déjà au pied chez ces mêmes animaux, le gros orteil manque souvent et dans les autres groupes actuels on peut dire que la digitigradie s'accompagne toujours de réduction du nombre des doigts. Cette réduction peut être suivie pour ainsi dire pas à pas chez certaines familles par exemple dans celle des Équidés, mais elle ne s'opère point suivant le même ordre chez tous les Mammifères. On trouve à ce point de vue plusieurs séries appartenant à des phylums bien distincts et dont chacune s'est développée dans un sens particulier, la réduction portant tantôt sur un bord du membre, tantôt sur l'autre et laissant subsister par suite des rayons différents. La réduction du nombre des rayons n'entraîne pas forcément celle des pièces du basipode et ce dernier renferme presque toujours le même nombre d'os quel que soit le nombre des métapodiaux, ainsi au pied le premier cunéiforme est loin de manquer partout où le gros orteil fait défaut. On verra dans la fig. 151 comment il s'utilise alors.

Dans la digitigradie accompagnée de réduction des doigts l'autopode est moins élargi que dans la plantigradie, il ne forme plus une palette comme dans le modèle primitif et il se rapproche beaucoup plus de la forme cylindrique qui donne à toute l'extrémité un aspect plus fin, plus élégant et plus élancé. Dans ce cas tout se passe comme si les os du basipode qui formaient jusqu'ici un massif plan, se recourbaient en dessous par leurs bords ou augmentaient leur hauteur dorso-vertébrale. Le scaphoïde et le cuboïde par exemple développent leurs bords latéraux qui se dirigent

l'un vers l'autre à la face ventrale du pied où ils viennent se joindre en formant une articulation solide. De même à la seconde rangée du tarse les cunéiformes au lieu de rester alignés de dedans en dehors sur la courbe peu marquée et presque plate de la face dorsale du pied, forment une courbe beaucoup plus prononcée, le premier venant se placer à la face ventrale du tarse en dedans du second.

L'articulation radio-carpienne se dispose aussi pour des mouvements effectués exclusivement dans le plan sagittal du membre. Elle se plie en arrière jusqu'à permettre à la face ventrale de la main de toucher celle de l'avant-bras, ce qui, joint à la longueur de la portion métacarpophalangée, a contribué à la faire comparer bien à tort à un genou. Corrélativement à ce changement de fonction, la face proximale du carpe ne forme plus une articulation simple, répondant presque à une tête unique constituée par les divers os de la première rangée arrangés d'une manière convenable, mais bien une surface articulaire très compliquée présentant des creux et des saillies étroitement emboîtés avec des saillies ou des cavités correspondantes du distum radial, qui permettent bien les mouvements de flexion et d'extension, mais s'opposent à tout mouvement de latéralité (fig. 152).

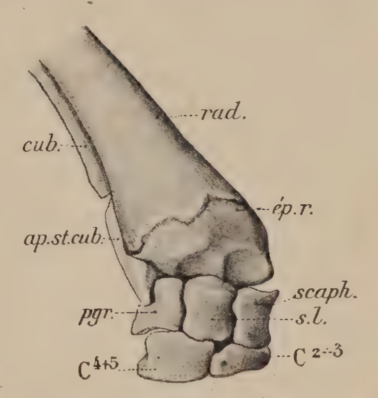


Fig. 152. — *Extrémité inférieure de l'avant-bras droit et carpe de Chevreau.*

ap. st. cub., apophyse stylo-cubitale ; — *cub.*, cubitus ; — *ép. r.*, épiphyse radiale ; — *pyr.*, pyramidal ; — *rad.*, radius ; — *scaph.*, scaphoïde ; — *s.l.*, semi-lunaire ; — C^{2+3}, deuxième, troisième carpiens soudés ; — C^{4+5}, quatrième et cinquième carpiens.

Ces données générales sur la forme des membres digitigrades acquises, nous examinerons la structure de l'autopode dans divers cas de digitigradie en envisageant de préférence celle du pied, toujours plus modifié que la main, et qui exprime mieux, par conséquent, les différences réalisées dans chaque type.

1° *Digitigradie primitive, sans réduction sensible des doigts.* — On peut appeler de ce nom la digitigradie observée chez les animaux pentadactyles chez qui l'autopode a conservé ses caractères primitifs. Elle se présente d'ailleurs sous des formes bien différentes dont nous indiquerons seulement deux empruntées à des animaux actuels, les Chiens et les Éléphants.

Chez les Chiens et beaucoup d'autres Carnivores, la main est pentadactyle et le pied n'a que quatre doigts par disparition du gros orteil.

Les doigts, qui sont courts et terminés par des griffes, rétractiles ou non, s'appliquent sur le sol à la fois par la base de la première phalange, et par celle de la dernière, ce qui caractérise la *digitigradie totale.* Les doigts sont libres jusqu'à leur base et sont pliés sur les métapodiaux qui, eux, sont allongés et relevés en une colonne oblique de bas en haut et d'avant en arrière. Les doigts forment donc à eux seuls le socle sur lequel s'appuie le corps. Ils sont munis sous leur face ventrale de pelotes cellulo-adipeuses revêtues d'une peau nue, à épiderme corné épais, par lequel ils touchent le sol. Une de ces pelotes existe pour chaque doigt, à la base de sa dernière phalange, et il y a une pelote commune pour les quatre doitgs externes sous l'articulation métacarpo-phalangée. Le tarse renferme tous les os typiques moins le cunéiforme interne qui disparaît avec le premier doigt. La digitigradie est donc caractérisée ici par ce fait qu'elle est totale, que les doigts, relativement courts, sont libres, et que les métapodiaux groupés en un faisceau étroit surtout au pied, sont relevés jusqu'au voisinage de la verticale.

Chez les Éléphants les doigts, au nombre de cinq, sont eux-mêmes relevés comme les métapodiaux qu'ils continuent presque directement ou en formant avec eux un angle très obtus ouvert en avant. Ils ne touchent le sol que par leur extrémité distale qui s'effile graduellement, et ils seraient certainement incapables de soutenir le poids du corps s'ils demeuraient libres et indépendants les uns des autres, mais il intervient une disposition nouvelle qui les solidarise et forme ainsi un pilier résistant. Ils sont en effet réunis entre eux par une masse conjonctivo-élastique, très forte, placée sur leur face plantaire ou caudale et qui forme derrière eux comme une large semelle ou mieux comme un pilier massif. L'adjonction de la masse fibro-élastique, complétant en arrière les doigts, donne au tout la résistance nécessaire et permet à un caractère particulier des membres de ces animaux, c'est-à-dire à la verticalité de leurs segments, de se poursuivre jusque dans leurs autopodes. Cette verticalité des divers segments qui reposent directement les uns sur les autres et entre lesquels des angles à ressort ne s'observent jamais, avait fait nier par les anciens l'existence d'articulations dans la continuité de ces membres. C'est une modalité particulière qui entraîne avec elle beaucoup d'autres corrélations et qui est peut-être en rapport avec la masse considérable du corps, mais plus sûrement aussi avec l'allure et le genre de vie de ces animaux tels qu'ils leurs sont imposés par leur forme initiale (voy. II[e] p.p. 525-528).

2° *Digitigradie accompagnée de réduction des doigts.* — Nous en décrirons trois types empruntés aux Artiodactyles, aux Périssodactyles et aux Marsupiaux. Ces trois types sont différents non seulement par le

nombre des rayons réduits, mais surtout par l'ordre dans lequel s'opère cette réduction et qui dépend lui-même du point par où passe l'axe du membre dans l'autopode. Cet axe peut être situé entre deux rayons, le troisième et le quatrième (*membre paraxonique*), et ces deux doigts persistent forcément tous les deux comme appui *(digitigradie paire)*. D'autres fois l'axe passe par l'un des doigts et alors ou bien, comme il semble plus naturel, c'est par le doigt médian (*membre mésaxonique*), qui peut arriver à former seul le support du membre *(digitigradie impaire)*, ou bien il peut passer par un doigt latéral et en particulier dans l'exemple choisi (Marsupiaux), par le 4e doigt qui devient prépondérant. On pourrait appeler ce membre *ectaxonique* (à axe situé dans la moitié latérale de l'autopode). Bien qu'il appartienne au type plantigrade et pentadactye, le pied de l'Homme pourrait être signalé ici comme *membre entaxonique*, car son point d'appui principal passe par le rayon interne.

a) *Digitigradie paire* (*Artiodactyles*). Ce premier type est caractérisé par ce fait que l'axe du pied passe toujours entre le 3e et le 4e doigts qui sont par suite forcément conservés pour former l'appui, et peuvent le former seuls, ou s'accompagnent de deux autres doigts, le 2e et le 5e, plus courts, rejetés en arrière, et qui peuvent présenter un développement très variable suivant les espèces, allant même jusqu'à disparaître totalement (Chameaux, Girafe).

Ce type, comprend des formes à doigts pairs, à métapodiaux relevés, et dont les deux premières phalanges sont dressées comme ces derniers qu'elles continuent, tout en formant cependant avec eux un angle obtus ouvert en avant. La dernière phalange s'étale sur le sol par sa face caudale et se modèle pour cela d'une façon spéciale. Le premier doigt disparaît toujours de bonne heure et dans les formes primitives il existe seulement (Porcins) quatre doigts dont les deux latéraux (2e et 5e),comprenant chacun un métatarsien complet et les trois phalanges (la dernière revêtue d'un sabot corné), sont placés sur les bords postérieurs des deux doigts médians dont ils ne dépassent jamais le distum de la première phalange. Ces doigts ne touchent donc pas le sol lorsque l'animal progresse sur un terrain ferme, mais en terrain mou et fangeux, pour peu que les doigts médians s'enfoncent, ou bien lorsque l'animal descend une pente raide, les doigts latéraux viennent s'appuyer à leur tour et augmentent ainsi la surface de sustentation, jouant un rôle non négligeable comme on le verra plus loin. Les quatre métatarsiens sont libres et indépendants les uns des autres. Cette structure s'observe aussi chez les Chevrotains aquatiques.

A un état plus évolué les doigts latéraux disparaissent dans leur

totalité (métatapodial et phalanges) chez les Chameaux et chez les Girafes, tandis qu'ils persistent, au moins dans leur partie distale, sous la forme de doigts courts armés d'un ongle corné, et qui constituent les ergots bien visibles chez le Bœuf. L'ergot possède un squelette formé de nodules osseux représentant les phalanges et qui conservent une forme plus ou moins voisine de la normale, suivant leur degré de développement, mais le nodule proximal ne s'articule point largement avec le métapode et ne lui est uni que par des ligaments, d'ailleurs bien développés. Les métapodiaux des ergots ne sont point visibles et manquent vraisemblablement dans la plus grande partie de leur longueur. Pourtant leur extrémité proximale est distincte dans l'ontogénie sous la forme d'un cartilage qui se fusionne ensuite d'une manière parfaite avec les métapodiaux des deux rayons médians (Retterer).

Les doigts, réunis entre eux à leur base et dans l'étendue de leurs deux premières phalanges par des ligaments interdigitaux transverses, d'une grande force, sont toujours libres au niveau de la dernière phalange, d'où l'aspect fourchu du pied. Des ligaments interdigitaux réunissent aussi les ergots et, empêchant leur écartement lorsqu'ils viennent à appuyer sur le sol, contribuent à renforcer la base de sustentation. De plus comme le fléchisseur profond des doigts donne une division qui se continue jusque dans les ergots l'insertion distale de ce muscle se trouve étendue ainsi à une plus grande surface et par conséquent lui donne une plus grande puissance. Il est donc injustifié de regarder les doigts latéraux, même réduits à l'état d'ergots, comme de simples vestiges rudimentaires.

Outre ces détails sur la forme du membre, il faut signaler certaines particularités anatomiques de ce dernier, caractéristiques des Artiodactyles. Le tarse présente sa constitution habituelle dans sa moitié proximale, mais l'astragale offre des particularités intéressantes. Son extrémité distale ou tête, au lieu de s'articuler uniquement avec le scaphoïde par une surface presque plane ne permettant que des mouvements très limités, présente une poulie analogue à celle qui l'unit au tibia, et qui s'articule à la fois avec le scaphoïde et avec une grande partie du cuboïde sur lequel elle s'est étendue (fig. 151), rejetant en dehors le calcanéum qui ne s'unit plus qu'avec le bord du cuboïde et par une surface articulaire étroite, mais qui s'emboîte dans cet os par une pointe (fig. 153), de manière que l'avant pied est solidaire du calcanéum dont il suit les déplacements. D'autre part le calcanéum s'articule avec le péroné par un petit prolongement aplati, à bord supérieur circulaire, susceptible de rouler dans la concavité que lui offre le péroné. Cette

articulation est évidemment la raison de la conservation de cette partie limitée de ce dernier os.

La face ventrale de l'astragale, fortement convexe, forme une poulie sur laquelle joue le sustentaculum tali, lui même fort développé et confondu avec l'appui postéro-externe du calcanéum pour l'astragale. Dans les mouvements de l'angle pédieux, et notamment lorsque celui-ci a été presque fermé, la poulie postérieure ou ventrale de l'astragale remplit vis à vis du calcanéum le rôle d'excentrique, ce qui favorise beaucoup l'action des gastrocnémiens tendant à redresser le pied. Ces dispositions permettent aux Ruminants de fermer leur angle pédieux beaucoup plus complètement que dans les autres types et d'amener le dos du pied assez près du bord cranial de la jambe, comme on le voit lorsque ces animaux sont couchés, les membres repliés sous eux.

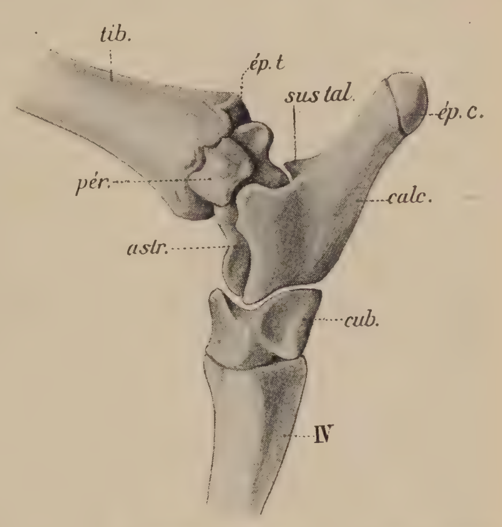


Fig. 153. — *Extrémité inférieure de la jambe gauche et tarse de Chevreau.*

astr., astragale; — *calc.*, calcanéum; — *cub.*, cuboïde; — *ép. c.*, épiphyse calcanéenne; — *ép. t.*, épiphyse tibiale; — *pér.*, péroné; — *sus. tal.*, sustentaculum tali; — *tib.*, tibia; — IV, quatrième métatarsien.

Le reste du tarse n'offre rien de particulier chez les Artiodactyles à quatre métatarsiens comme les Porcs, et l'on trouve chez eux un scaphoïde, un cuboïde et même les trois cunéiformes; l'externe qui répond au IIIe métatarsien est très développé comme cet os lui-même, les deux autres sont aussi conservés et même le 1er a une assez grande taille malgré la disparition du gros orteil. Il est vrai qu'il prend une large part à la formation de la partie postérieure du massif osseux tarso-métatarsien, fournissant par son proximum un appui à la portion postérieure fort développée du scaphoïde et par son distum un contrefort pour les prolongements postérieurs du proximum des IIIe et IVe métatarsiens qui s'unissent en arrière pour compléter ce massif et lui permettre de former un puissant cylindre osseux, bien différent du tarso-métatarse aplati des animaux à main étalée (voy. fig. 155). Les quatre métatarsiens restent toujours distincts, sauf chez le Pécari où les deux médians tendent à se souder. Les doigts se comportent comme chez les Ruminants.

Chez ces derniers la seconde rangée du tarse et les métatarsiens sont beaucoup plus modifiés que dans le type primitif. Le cuboïde se soude avec le scaphoïde et forme avec lui un disque osseux traversant toute

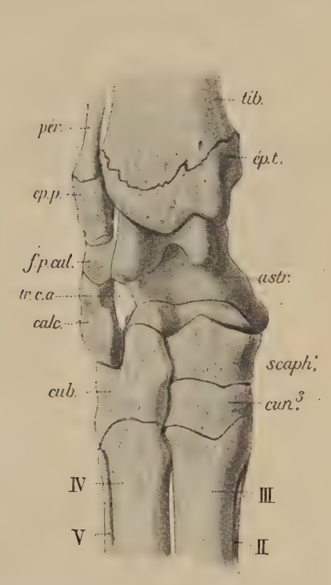


Fig. 154. — *Pied de Porc jeune vu par sa face antérieure ou dorsale.*

astr., astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — *cun*³, troisième cunéiforme ; — *ép. p.*, épiphyse péronéale ; — *ép. t.*, épiphyse tibiale ; — *f. p. cal.*, facette péronéo-calcanéenne ; — *pér.*, péroné ; — *scaph.*, scaphoïde ; — *tib.*, tibia ; — *tr. c. art.*, trou calcanéo-astragalien ; — II à V, deuxième à cinquième métatarsiens.

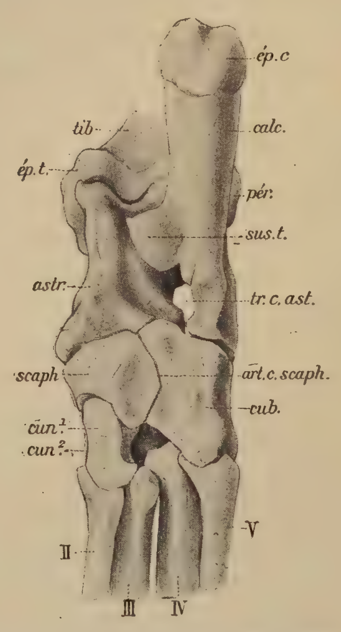


Fig. 155. — *Pied de Porc jeune, vu par sa face postérieure ou ventrale.*

art. c., scaph., articulation cubo-scaphoïdienne ; — *astr.*, astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — *cun*¹, *cun*², premier, deuxième cunéiforme ; — *ép. c.*, épiphyse calcanéenne ; — *ép. t.*, épiphyse tibiale ; — *pér.*, péroné ; — *scaph.*, scaphoïde ; — *sus. t.*, sustentaculum tali ; — *tib.*, tibia ; — *t. c. ast.*, trou calcanéo-astragalien ; — II à V, deuxième à cinquième métatarsiens.

l'épaisseur du pied et qui se développe aussi en arrière, conformément à la forme cylindrique de ce dernier. Les cunéiformes demeurent libres, au moins au nombre de deux, l'externe en rapport avec le IIIᵉ métatarsien étant de beaucoup le plus développé, le moyen répondant au IIᵉ, étant réduit à un petit noyau osseux, placé à la face caudale du tarse et qui complète en arrière le cylindre tarsien.

Les deux métatarsiens restants (IIIᵉ et IVᵉ) se soudent sur la plus grande

partie de leur longueur et en particulier jusqu'à leur ligne épiphysaire distale incluse ; seules leurs extrémités comprises au delà de cette ligne sont libres et indépendantes l'une de l'autre, séparées sur la ligne médiane par une fente profonde .Elles sont arrondies en poulies munies à leur milieu d'une quille saillante qui s'emboîte dans une rainure correspondante de la première phalange, de manière à empêcher les déplacements latéraux des doigts.

Les doigts principaux des Artiodactyles forment des rayons articulés chacun sur le métapodial correspondant, dont le distum forme une tête assez volumineuse. Dans la station ou dans la marche les rayons digitaux, légèrement inclinés sur le métapode, forment avec lui un angle obtus ouvert en avant. Dans le lever ces rayons se replient en arrière en totalité et dans chacun de leurs segments pris à part. Cette mobilité est très favorable au détachement du membre du sol et à l'évitement des obstacles qui parsèment la surface de ce dernier.

Contrairement à ce que l'on voit sur les squelettes montés les différentes phalanges ne sont point directement dans le prolongement les unes des autres ; elles forment au contraire des angles variés en rapport avec la constitution du sabot et de la dernière phalange. Celle-ci est triangulaire, comprimée latéralement et présente une pointe tournée en avant, une base opposée à la pointe et creusée d'une cavité articulaire pour la deuxième phalange, et deux bords (fig. 156). L'un de ces derniers est horizontal et repose sur le sol dont il est séparé par le sabot, l'autre est oblique et continue la direction de la première phalange. Pour que le côté horizontal de la troisième phalange puisse reposer sur le sol, il faut un arrangement spécial des phalanges dont la figure 156 donne une idée. Cette figure montre que l'axe de la deuxième phalange ne prolonge point celui de la première, mais fait avec lui un angle obtus ouvert en arrière, de sorte que cette phalange est presque perpendiculaire au sol et s'articule avec la troisième, non par son distum, comme on le représente à tort dans le montage des squelettes privés de leurs sabots, mais par sa face antérieure pour ainsi dire, ou plus exactement par la partie antérieure de sa tête articulaire qui se prolonge beaucoup plus sur cette face que sur la face postérieure. L'extrémité de l'axe longitudinal de la deuxième phalange s'appuie en partie sur la 3e, en partie sur un sésamoïde placé en arrière du bord horizontal de cette dernière. La direction du bord antérieur de la première phalange est continuée par un fort ligament qui va de celle-ci à la troisième où il s'attache au-dessus de son articulation avec la seconde (v. fig. 156). Le sabot entoure à la fois les deux dernières phalanges, *montant jusqu'à la moitié de la seconde qu'il enveloppe ainsi de toutes parts*, et son appareil squelettique est formé, contrairement à ce que nous

verrons chez le Cheval, par le complexe singulièrement articulé de ces deux phalanges.

Dans les squelettes secs on a le tort de mettre toutes les phalanges en ligne droite et le doigt dans le prolongement du métapode, ce qui fait que le membre ne toucherait le sol que par la pointe de la dernière phalange. Mais il est facile de voir que les surfaces articulaires du métapode et des phalanges sont beaucoup plus étendues qu'il ne serait nécessaire si la position donnée aux doigts était vraie, et que celle-ci ne répond pas à la réalité. Le jeu étendu des doigts sur le métapode nécessite l'agrandissement de la surface articulaire de la première phalange et celui-ci est obtenu par la présence de deux sésamoïdes en arrière de chaque grand doigt. Comme le comportement de ces sésamoïdes est le même chez le Cheval, nous renverrons à ce dernier (p. 338).

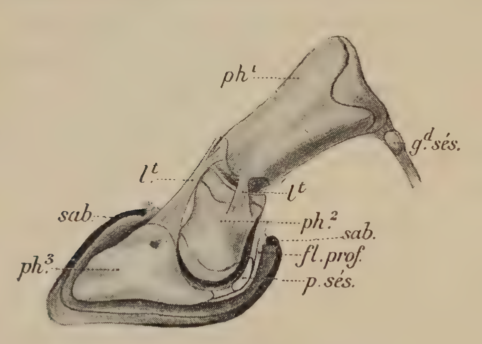


Fig. 156. — *Doigt et sabot d'Agneau, vus en place, la moitié externe du sabot enlevée.*

fl. prof., fléchisseur profond ; — *gd sés.*, grand sésamoïde ; — *lt*, ligament ; — *p. sés.*, petit sésamoïde ; — *ph1*, *ph2*, *ph3*, première, deuxième, troisième phalanges ; — *sab.*, sabot.

Les Chameaux offrent aussi une digitigradie particulière qui se rapproche de celle des Éléphants par l'emploi de pelotes fibro-adipeuses, mais qui s'en éloigne par tous ses autres caractères. En effet l'autopode est construit comme celui des autres Ruminants actuels, sur le type pair, et ne comprend que deux doigts se rattachant à deux métapodiaux soudés en un canon. Ces doigts sont pliés sur le canon suivant un angle obtus, et s'étalent presque horizontalement sur le sol qu'ils touchent au moins par leurs deux dernières phalanges. Les phalanges vont en s'amincissant graduellement de la première à la dernière, et chaque doigt repose sur un coussinet fibro-élastique épais, réuni plus ou moins largement à celui du doigt voisin, mais sans former cependant avec lui un pilier continu comme chez l'Éléphant et en laissant toujours apercevoir la fourche caractéristique du pied des Ruminants.

b) *Digitigradie impaire* (*Périssodactyles*). — Chez ces animaux l'axe de l'autopode passe par le doigt médian (IIIe), qui devient prépondérant et finit par rester seul (Chevaux). Partant de formes à cinq doigts on ne tarde pas à voir diminuer le nombre de ces derniers qui arrive promptement à n'être plus que de trois au membre postérieur alors même

qu'il en persiste encore quatre à la main. Chez les Chevaux le doigt médian existe seul aux deux membres, et tous les autres ont disparu. Seuls le quatrième et le cinquième métapodial persistent de chaque côté du troisième, sous la forme de deux stylets atteignant presque l'extrémité distale de ce dernier. Mais ces rayons latéraux ne portent jamais de phalanges, même chez l'embryon et sous la forme de rudiments, comme l'a indiqué à plusieurs reprises Retterer.

Les os typiques du tarse sont présents, mais au nombre de six seulement, parce que les deux cunéiformes internes se soudent en un seul, le petit cunéiforme, rejeté sur le côté postérieur du tarse à cause de la forme cylindrique de ce dernier. Le petit cunéiforme arrive jusqu'au contact du cuboïde en arrière, tandis que le grand cunéiforme ou cunéiforme externe, répond à la plus grande partie du scaphoïde et du troisième métatarsien. L'astragale s'articule avec le scaphoïde par une large surface, presque plane, peu mobile ; il présente au tibia une poulie articulaire saillante, de l'étendue d'un demi-cercle environ, avec une gorge profonde. Il s'applique contre le calcanéum par diverses facettes contribuant à former deux surfaces articulaires principales comme dans le cas le plus général, la postéro-externe étant bien marquée et bien distincte du sustentaculum tali qui naît à sa base même et se dirige en avant de façon à soutenir la tête scaphoïdienne de l'os. Ces deux surfaces forment entre elles un angle dièdre dans laquelle la face ventrale ou postérieure de l'astragale est comme enclavée de telle façon que cet os est très peu mobile par rapport au calcanéum. D'autre part les surfaces articulaires qui unissent le calcanéum et l'astragale à l'avant-pied sout à peu près perpendiculaires à l'axe longitudinal du pied et planes. Elles ne comportent donc point les mouvements étendus observés à leur niveau chez les Ruminants et le pied ne peut point se plier jusqu'à toucher la jambe comme il le fait chez les Artiodactyles. Aussi les Chevaux, qui ne se couchent guère, ne replient point leurs pieds sous eux comme le font ces animaux, mais les rejettent de côté.

Les autres os du tarse sont aussi peu mobiles les uns sur les autres et parfois ils se soudent entre eux, le scaphoïde avec le grand cunéiforme d'abord, puis le cuboïde avec eux. La soudure peut même s'étendre jusqu'à l'astragale et au calcanéum, mais c'est probablement là un phénomène pathologique (Chauveau et Lesbre).

Le troisième métatarsien est très développé, c'est un os cylindrique en forme de canon, presque aussi fort que le radius, et formant à lui seul l'axe squelettique de l'autopode. Aussi son proximum est-il très large et s'étend-t-il jusqu'au-dessous du cuboïde, contrairement à la règle. Il est flanqué latéralement de deux os styliformes, descen-

dant jusque vers son quart inférieur et qui représentent le deuxième et le quatrième métatarsiens ; ce dernier est généralement le plus fort des deux. Le IIIe métapodial est suivi d'un doigt à trois phalanges, mais tandis qu'il est vertical, celles-ci sont obliques et forment avec lui un angle obtus ouvert en avant. Les trois phalanges restent exactement dans le prolongement l'une de l'autre sans que la dernière se plie pour s'appliquer sur le sol comme chez les Artiodactyles et l'appui est obtenu d'une tout autre façon. La phalange, qui reste oblique par rapport au sol, développe sur ses côtés une lame osseuse qui se replie en arrière en fer à cheval, de sorte que l'os entier a la forme d'un tronc de cône creux dont la paroi manque dans son quart postérieur, et qui repose sur le sol par sa base. Celle-ci ne répond donc pas du tout comme chez les Artiodactyles à la face ventrale de la phalange, mais à une tout autre partie, qui n'existe pas chez ces derniers. La face ventrale de la phalange ne touche pas le sol, elle en est séparée par toute la hauteur du cône formé par ses parties latérales. Le sabot qui se moule sur la phalange ne s'appuie sur le sol que par son bord formé par le développement très marqué de la corne latérale, tandis que la corne plantaire ou sole est relevée à l'intérieur du pied. Le sabot se développe sur les côtés de la troisième phalange et ne la dépasse point en haut ; il s'arrête toujours au-dessous de l'articulation située entre les deux dernières phalanges qui est libre et plus mobile que celle des Artiodactyles (fig. 157).

Les sésamoïdes jouent dans le pied si merveilleusement constitué du Cheval un rôle très important et qui permet de bien comprendre à quelles nécessités ils répondent. Ils sont au nombre de trois, les deux grands sésamoïdes placés en arrière de l'articulation métapodio-phalangée, le petit sésamoïde placé en arrière de la troisième phalange. Les grands sésamoïdes sont de petits os abondamment revêtus de cartilage sur leurs faces antérieure et postérieure et qui ont la forme d'une pyramide à trois faces. De celles-ci l'antérieure se moule sur l'un des condyles et sur l'une des faces de la crête de l'os métapodial correspondant et agrandit ainsi beaucoup en arrière l'articulation métapodio-phalangée ; la postérieure sert de face de glissement pour les tendons fléchisseurs des doigts, la dernière enfin, latérale, est surtout destinée à l'attache des ligaments. Chacune de ces pyramides a une base tournée en bas et un sommet dirigé en haut et recourbé. Les deux sésamoïdes s'unissent entre eux sur la ligne médiane par du fibro-cartilage et forment ainsi une large surface articulaire pour la face plantaire ou ventrale de la tête du troisième métapodial. Ils sont maintenus dans cette position par des ligaments directs et par la pression des tendons fléchisseurs des doigts auxquels ils fournissent par leur face postérieure une coulisse de glis-

sement qui prend, par l'existence même de l'angle métapodio-phalangé, une grande importance comme poulie de renvoi. Les ligaments directs sont représentés : 1° par le ligament suspenseur du boulet (on appelle boulet en anatomie vétérinaire, la saillie arrondie formé par les grands sésamoïdes) ; 2° par les ligaments inférieurs et 3° par les ligaments latéraux. Le premier, né de la face postérieure du tarse, de la tête du troisième métapodial et de celle de ses deux voisins forme une corde unique dans sa moitié supérieure, mais qui se bifurque en bas, pour venir s'attacher sur le côté externe de chaque sésamoïde. Ce ligament se continue ensuite en avant par une expansion tendineuse s'étendant jusque vers l'extrémité du tendon de l'extenseur et qui fixe d'avant en arrière les sésamoïdes, en arrière par les ligaments latéraux et les ligaments inférieurs du boulet qui vont s'attacher à la première et même à la seconde phalange. Le ligament suspenseur du boulet représente les muscles interosseux des métapodiaux conservés et qui vont s'attacher au proximum de la seconde phalange. Ces muscles se sont transformés en ligaments par l'atrophie de leur partie musculaire tandis que leur tissu conjonctif s'hypertrophiait, devenait fibreux et constituait le ligament.

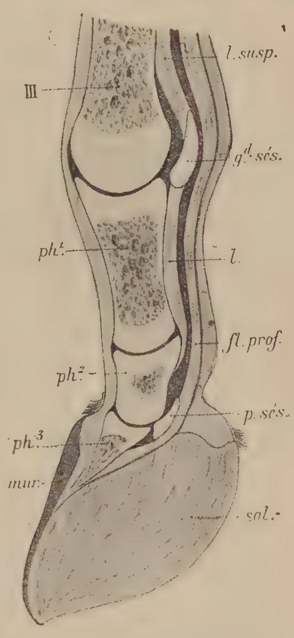


Fig. 157. — *Coupe longitudinale du pied d'un fœtus avancé de Cheval.* Schéma.

fl. prof., fléchisseur profond ; — *gd sés.*, grand sésamoïde ; — *l.*, ligament inférieur ; — *l. susp.*, ligament suspenseur ; — *mur.*, muraille ; — *p. sés.*, petit sésamoïde ; — *ph*1, *ph*2, *ph*3, première, deuxième, troisième phalanges ; — *sol.*, sole ; — III, troisième métatarsien.

Le petit sésamoïde est un os impair rattaché à la troisième phalange et qui forme une partie de l'articulation située entre celle-ci et la seconde. Il supporte une partie du distum de la deuxième phalange et sert en même temps de poulie de réflexion au tendon du fléchisseur profond qui, séparé de lui par une synoviale de glissement, va s'épanouir sur la face caudale de la troisième phalange.

c) *Digitigradie ectaxonique* (Kanguroos). — Le pied des Kanguroos présente une réduction des doigts comme dans les cas précédents, mais ce sont les rayons externes (IV et V), le quatrième surtout, qui prennent la prépondérance, tandis que les internes disparaissent complètement (I) ou demeurent sous la forme de tiges très grêles (II et III). On a expliqué cette structure en disant que les Kanguroos descendent d'ancêtres pentadactyles plantigrades arboricoles, chez qui l'arboricolie a

développé d'une manière prépondérante le quatrième doigt, commt on l'observe souvent dans ce genre de vie. Le pied des Kanguroos ese pourvu d'un ou de deux métatarsiens très longs ressemblant tout à fait à ceux des digitigrades, mais dans la station ces os ne sont point dressés et s'appliquent au contraire sur le sol dans toute leur longueur, avec le tarse tout entier, tubérosité calcanéenne comprise. On a désigné cette disposition sous le nom de plantigradie, mais elle n'a rien de commun avec la plantigradie ordinaire dans laquelle l'angle pédieux fonctionne comme ressort. Ici quand le pied est aplati cet angle n'agit plus; et il peut prendre toutes les dimensions possibles sans que cela fasse rien pour la locomotion de l'animal. Le pied tout entier est devenu, pendant la station, un support passif, ne réagissant pas, contrairement à ce que fait, dans la même position, l'angle pédieux chez les plantigrades. Il importe donc de bien distinguer l'allure du Kanguroo de la plantigradie vraie ; c'est une marche nouvelle en rapport avec le reste de l'organisation de l'animal et notamment avec le développement du train postérieur qui conduit à une véritable bipédie (voy. p. 342).

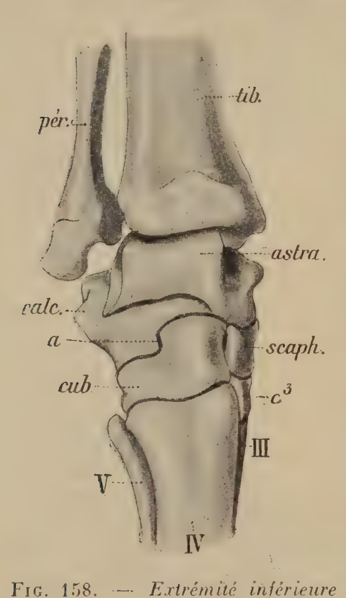


Fig. 158. — *Extrémité inférieure de la jambe et avant-pied droit de Kanguroo* (Macropus sp. ?) *vus par la face antérieure ou dorsale.*

a., articulation en baïonnette calcanéo-cuboïdienne ; — *astra.*, astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — c^3, troisième cunéiforme ; — *pér.*, péroné ; — *scaph.*, scaphoïde ; — *tib.*, tibia ; — III, IV, V, troisième, quatrième, cinquième métatarsiens.

L'astragale présente sur sa face dorsale une poulie saillante pour le tibia, mais cette poulie, élargie transversalement, s'étend fortement sur le calcanéum au lieu de se partager à peu près également entre celui-ci et la tête de l'astragale. Cette dernière, destinée au scaphoïde, est naturellement beaucoup moins développée que chez les animaux avec rayons internes du pied fonctionnels, et sa tête articulaire est presque entièrement rejetée sur la face interne du pied. Le corps du calcanéum est très large transversalement, corrélativement à la largeur du cuboïde qui occupe à peu près tout le travers du tarse. Sa face articulaire en rapport avec le cuboïde n'est pas formée d'une facette unique plus ou moins plane, mais présente une coudure en baïonnette prolongée en dedans par une petite facette de l'astragale tournée en dehors et qui combinée avec elle, empêche tout déplacement du cuboïde en dehors et en dedans. Le scaphoïde est rejeté tout à fait

sur le bord interne du pied, de même que les trois cunéiformes, tous présents malgré l'absence du premier doigt.

La présence du premier cunéiforme malgré l'absence totale du premier rayon, indique que cet os n'est pas uniquement lié au rayon correspondant, mais qu'il peut prendre aussi un autre rôle, et notamment former une pièce de soutien entre le scaphoïde et certains des métatarsiens restants, comme on l'a déjà vu chez le Porc (fig. 155). Chez le Kanguroo le premier cunéiforme s'appuie distalement à la fois sur le IIe et sur le IVe métatarsiens, mais il y a en même temps toute une série de modifications dans le mésotarse comme le montre la fig. 159. En effet le cuboïde forme presque seul le pilier d'appui

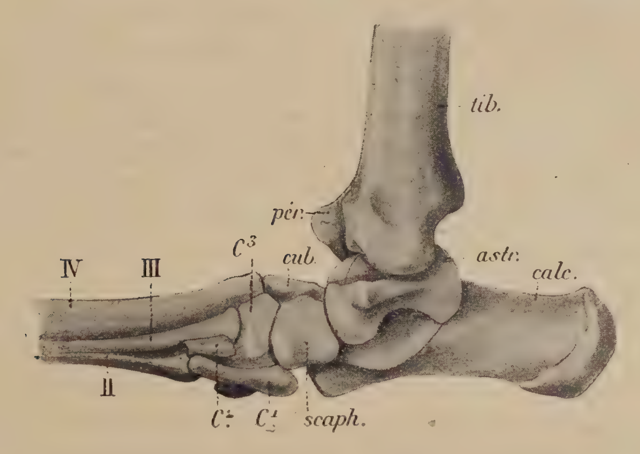


Fig. 159. — *Extrémité inférieure de la jambe et avant-pied droit de Kanguroo* (Macropus sp ?) *vus par leur face interne.*

astr., astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — C^1, C^2, C^3., premier, deuxième, troisième cunéiformes; — *pér.*, péroné ; — *scaph.*, scaphoïde; — *tib.*, tibia ; — II, III, IV, deuxième, troisième, quatrième métatarsiens.

pour les métatarsiens et les doigts fonctionnels, le scaphoïde n'appuyant que d'une manière à peine sensible, par l'intermédiaire du troisième cunéiforme, sur le bord interne du quatrième métatarsien, disposition qui s'explique naturellement par le changement d'axe du pied. Chez les animaux où l'axe du pied passe par le milieu de ce dernier, chez les Chevaux notamment, on voit une disposition presque entièrement inverse. Le scaphoïde assume presque seul la charge de support du doigt fonctionnel, et le cuboïde ne fournit à ce dernier qu'une facette très étroite.

Chez le Kanguroo le troisième cunéiforme est le plus développé s'étendant d'une part entre le scaphoïde, le bord interne de la tête du IVe et la tête entière IIIe métatarsien, puis le second cunéiforme.

D'autre part il envoie du côté ventral du tarse une apophyse qui passe en dessous du premier cunéiforme pour venir s'appuyer contre le cuboïde, prolongé dans le même sens, et former avec lui un tarse cylindrique, épais et non aplati. Le rayon interne du pied manque totalement. Les deuxième et troisième existent au contraire avec toutes leurs parties, mais celles-ci sont très grêles. Les deuxième et troisième métatarsiens sont à peu près aussi longs que le quatrième mais très minces et s'accolent si étroitement à sa face interne qu'on ne les voit pas d'en avant, sauf à leur extrémité distale. Leurs phalanges, naturellement aussi grêles, sont en outre beaucoup plus courtes que celles du 4e rayon, et ne dépassent jamais le milieu de la première phalange de celui-ci. Le quatrième rayon est de beaucoup le plus fort et s'articule seul largement avec le tarse, le cinquième n'a environ qu'un tiers de la largeur du quatrième, et il est plus court, sa phalange onguéale dépassant à peine la première phalange du précédent. Le proximum du Ve métatarsien se place en arrière de celui du IVe qui est décidément le principal rayon fonctionnel et qui rappelle beaucoup le IIIe métatarsien du Cheval par l'importance de son rôle. Chez *Chœropus*, le Ve rayon s'atrophie autant que les deux internes et le IVe seul forme tout le pilier pédieux.

Bipédie. Saut. — Il ne sera pas question ici de la bipédie de l'Homme, dont on parlera à la page 424, mais seulement des modifications du train postérieur que l'on peut observer chez divers Mammifères et qui leur permettent une station en apparence verticale, en même temps qu'elles nécessitent l'emploi exclusif dans la course d'une allure particulière, le saut.

Le saut qui est un déplacement brusque en hauteur et en longueur produit par une détente des appareils locomoteurs, peut s'observer dans les groupes les plus divers, même ceux qui, comme les Reptiles rampants n'y paraissent guère appropriés (Lézards), mais il se rencontre principalement chez les animaux à membres dressés et parmi eux chez les Mammifères, pour certains même desquels il constitue la seule allure rapide possible. Sans prétendre épuiser la question, ce qui demanderait l'examen d'un nombre considérable de cas particuliers nous donnerons donc quelques détails sur le saut chez les Mammifères.

Chez ces animaux la direction craniale de l'ilion qui rapproche du plan dans lequel se trouve le centre de gravité le point d'application de la force propulsive des membres postérieurs, favorise beaucoup le saut. Sans doute l'articulation sacro-iliaque est assez loin en arrière du centre de gravité, mais le fait qu'elle est toujours placée en avant de la cavité cotyloïde sur laquelle s'appuie le fémur montre une tendance à réaliser

ce rapprochement. On sait que chez les Grenouilles l'ilion est très allongé et que la vertèbre sacrée est placée fort en avant dans le tronc, de manière à dépasser le plan transversal dans lequel le centre de gravité est contenu. Cette condition est indispensable pour que, dans chaque saut, la bête ne capote pas, étant données sa colonne à peu près rigide et sa tête indéplaçable. Chez les Mammifères il n'est pas besoin que l'attache du bassin soit aussi antérieure, parce que diverses dispositions viennent concourir à favoriser le saut : d'abord la colonne est pourvue de puissants muscles sacro-lombaires qui la maintiennent dans la position plus ou moins redressée qu'elle a pris au départ et l'empêchent de se fléchir en avant, ensuite la mobilité du cou et de la tête permettent de rejeter celle-ci en arrière et de reculer ainsi suffisamment le centre de gravité.

Ces deux conditions se rencontrent chez tous les Mammifères. D'autres se rapportent aux membres, et, en dehors de leur situation parasagittale, capitale en l'espèce, elles ont trait aux différents angles que forment leurs segments. D'une manière générale on comprend bien que si les divers angles des deux paires de membres, préalablement fermés autant que possible, s'ouvrent brusquement sous l'action des muscles appropriés, ils projetteront l'animal à une certaine hauteur. Mais comme le plus souvent le saut doit être effectué en longueur, c'est le membre postérieur, propulsif, qui y prend la plus grande part. Or dans ce membre, l'angle d'habitude le plus mobile, dans les mouvements — je ne parle pas de la mobilité observable dans le relâchement du membre qui est toute différente — est l'angle pédieux. Les effets produits par les mouvements de cet angle sont d'autant plus grands qu'ils s'exercent avec un plus grand bras de levier, et c'est pour cela que tous les animaux bons coureurs, qui emploient forcément le saut dans leur course ont des métatarsiens allongés et sont digitigrades. Comme il importe pour la facilité d'une course régulière que les deux paires de membres ne diffèrent pas trop de longueur, les métacarpiens s'allongent aussi au membre antérieur qui devient de son côté digitigrade. Tels sont les Artiodactyles, les Périssodactyles et, parmi les différents ordres, divers types bons coureurs qui prennent un autopode dressé et élancé, comme par exemple les Agoutis parmi les Rongeurs, les Péragales parmi les Marsupiaux, etc.

Dans tous ces cas le saut est facile et se produit souvent pendant la course, mais celle-ci demeure le moyen principal de locomotion. Il n'en est pas de même dans d'autres cas où le saut prend au contraire le dessus et devient le seul moyen de déplacement important. Ces cas s'observent seulement là où existe la bipédie. Les membres postérieurs sont alors fortement transformés, tandis que les antérieurs gardent le type primitif. C'est ainsi que les Kanguroos ont une main pentadactyle et un

pied didactyle. Mais les transformations du membre postérieur sont loin d'être toujours les mêmes et il y a lieu de distinguer deux cas principaux comportant chacun des formes diverses.

Dans le premier, le train postérieur de l'animal est peu modifié, le tronc ne s'accroît pas beaucoup dans l'étendue de ce train, les jambes et les cuisses gardent à peu près les proportions normales, seul le pied est très allongé. C'est le cas de certains Rongeurs (Gerboises) et d'un Primate, le Tarsier.

Dans le second, le train postérieur s'alourdit beaucoup par accroissement du tronc, et surtout des jambes qui prennent une longueur considérable. C'est le cas d'un Rongeur (*Alactaga*) et celui des Kanguroos. Mais indépendamment de ces caractéristiques générales on trouve dans chacun des cas des modifications très spéciales et qui doivent être brièvement résumées.

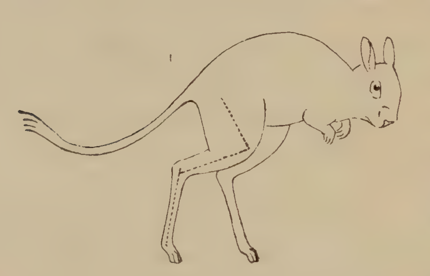


Fig. 160. — *Gerboise.*

Les lignes ponctuées dans le membre postérieur indiquent les segments squelettiques de ce dernier et les angles qu'ils font entre eux.

La Gerboise est un petit Rongeur dont les membres antérieurs sont assez réduits, sans que toutefois cela entraîne une modification trop grande du squelette des membres postérieurs. Dans ces derniers les cuisses ont la disposition normale des animaux marcheurs, c'est-à-dire présentent un fémur dirigé en avant, formant avec le tronc un angle zono-stylique voisin d'un droit (fig. 160). Le zeugopode, à peu près de même longueur que le fémur, forme avec lui un angle poplité d'une ouverture sensiblement égale au précédent, et comme lui dans les conditions normales des membres marcheurs. Le pied est fort allongé ; c'est un pied digitigrade à trois doigts seulement, les deux latéraux 2e et 4e plus forts que le médian (3e). Les trois métatarsiens correspondants sont soudés en un canon allongé, ne laissant voir qu'à ses deux extrémités des marques de sa composition multiple. Les trois doigts s'appuient sur le sol par toute leur face caudale. La portion dressée du pied est à peu près aussi longue que la moitié du tronc, ce qui est considérable. L'angle pédieux est, par ses grands changements d'ouverture, le principal instrument du saut. Le corps est équilibré par une longue queue qui s'appuie en arrière sur le sol dans la station debout, et qui, dans le saut, sert de balancier pour retenir le poids de l'avant-train et l'empêcher de se précipiter contre le sol à l'arrivée. L'origine des Gerboises se comprend aisément en partant d'un Rongeur ordinaire pentadactyle, dont

l'autopode aurait grandi d'une manière particulière, et aurait en même temps perdu ses doigts latéraux, comme cela s'observe dans tous les cas où les métapodes s'accroissent fortement. La réduction relative des membres antérieurs aurait pu survenir ensuite par diminution d'usage.

Chez le Tarsier, qui d'ailleurs appartient à un tout autre groupe, l'adaptation au saut, bien que se montrant avec des apparences voisines de celle des Gerboises, repose sur un tout autre fonds anatomique. Le Tarsier est un petit Primate, de la taille d'un Rat, qui vit dans les arbres, sautant sur les grosses branches auxquelles il adhère facilement par ses cinq doigts libres, munis à leur dernière phalange de larges pelotes adhésives, aussi bien à la main qu'au pied (fig. 161). Les sauts étendus qu'il peut faire (au moins 1 mètre, c'est-à-dire cinq fois la longueur de son tronc), sont obtenus par la forte détente de l'angle pédieux, favorisée par la longueur du pied qui, comme chez la Gerboise mesure à peu près la moitié de la longueur du tronc. Comme chez la Gerboise aussi, la cuisse et la jambe, aussi bien que les angles zono-stylique et stylo-zeugopodique sont dans les conditions normales des coureurs, quoique les deux premiers segments du membre soient un peu plus développés cependant. D'autre part le Tarsier est un Primate, c'est-à-dire un animal pentadactyle, ses cinq doigts lui sont très utiles, comme à tous ses alliés, pour marcher et courir sur les branches et l'on a vu, d'après les observations antérieures que, conformément à la loi du balancement organique d'Et. Geoffroy Saint-Hilaire, le nombre des doigts diminue lorsque quelques-uns des métapodiaux s'accroissent d'une manière exubérante, de sorte qu'il paraissait difficile au Tarsier d'obtenir l'allongement de son pied sans perdre des doigts, et s'il en perdait, de mener avec autant de succès sa vie arboricole.

Il a résolu le problème d'une façon inattendue, gardant ses cinq orteils et ses cinq métatarsiens qui ont conservé une forme et des dimensions comparables à celles des pentadactyles ; mais il a énormément allongé à la fois le scaphoïde et la partie du calcanéum qui s'articule avec le cuboïde, de manière à former deux longs cylindres osseux, parallèles entre eux, qui constituent la partie mince et cylindrique du pied imitant le canon des Gerboises. Le scaphoïde et le calcanéum ainsi étirés portent à leur distum le mésotarse qui a gardé sa structure ordinaire avec ses quatre os, le cuboïde et les trois cunéiformes et qui supporte cinq rayons : le premier, un peu écarté des quatre suivants, et formant le gros orteil, les autres équivalents, le quatrième toutefois étant le plus développé comme cela se voit souvent dans l'arboricolie. Un autre Primate voisin, moins délibérément sauteur, le *Galago* offre aussi une modification analogue, bien que moins prononcée, de son protarse. On

en trouve aussi une semblable chez les Batraciens anoures où deux os du protarse forment au membre postérieur un quatrième segment allongé. Abel interprète cette disposition comme une adaptation au saut chez les animaux qui, en sautant, retombent sur la plante de leurs pieds comme le font les Grenouilles et les Tarsiers. Pour lui ce segment formerait un intermédiaire élastique nécessaire entre la plante du pied et la jambe. Mais, outre que l'articulation de ce segment avec le mésotarse est beau-



Fig. 161. — *Tarsier-spectre*, d'après Brehm.

coup moins mobile chez le Tarsier que chez la Grenouille et par suite moins favorable à l'élasticité, le fait que le membre postérieur de la Grenouille appartient à un tout autre type que celui des Mammifères (type horizontal), et ne fonctionne point de la même manière, c'est-à-dire avec des angles à ressort permanent, indique que tout rapprochement semblable doit être écarté.

En réalité tout ce que nous avons vu sur le fonctionnement des angles des membres chez les Mammifères et sur le rôle particulier du calcanéum et des gastrocnémiens, montre bien que la raison d'être de l'allongement du protarse chez certains Mammifères est uniquement dû

à la nécessité d'augmenter le bras de levier formé par l'un des côtés de l'angle pédieux tout en conservant la pentadactylie. D'après l'exemple général des autres Mammifères celle-ci n'est pas compatible avec le grand développement de quelques métapodiaux seulement, c'est pourquoi un autre procédé a été employé chez les Tarsiers pour allonger l'axe du pied.

Dans le second cas de bipédie l'arrière-train s'accroît d'une manière marquée, et la jambe, en particulier, prend une longueur tout à fait anormale entraînant une modification spéciale des angles du membre, en même temps que de la position moyenne de ses divers segments. Le Rongeur *Alactaga*, par exemple, ressemble un peu à la Gerboise par son allure générale, mais l'angle poplité, qui est presque droit chez la Gerboise, est ici très aigu et presque fermé (fig. 162). Par suite le genou est d'habitude relevé, l'angle zono-stylique est devenu beaucoup plus petit et le fonctionnement des muscles qui s'y rattachent doit différer un peu de ce qu'il est dans les cas ordinaires. L'autopode ressemble beaucoup à celui de la Gerboise ; il possède comme lui un canon formé de trois métatarsiens et trois doigts qui sont toutefois à peu près de même force, mais il y a de chaque côté du canon un métatarsien réduit portant un doigt court dont l'extrémité n'atteint pas celle du canon lui-même. C'est donc un pied pentadactyle avec les deux doigts extrêmes rudimentaires. La position des deux premiers segments du membre postérieur indique que le saut doit s'effectuer chez *Alactaga* autrement que chez la Gerboise et non pas par un simple mouvement de l'angle pédieux, mais par une modification probable des trois angles, surtout sensible cependant pour l'angle poplité. Ce dernier doit en effet s'ouvrir largement et élever le tronc au-dessus du sol, puis l'angle pédieux s'ouvre à son tour et projette l'animal avec une force variable.



Fig. 162. — *Alactaga*.

Les lignes ponctuées dans le membre postérieur indiquent les segments squelettiques de ce dernier et les angles qu'ils font entre eux.

La disposition est à peu près la même chez les Kanguroos, malgré des différences de détails dans les proportions, dont il faudrait tenir grand compte si l'on voulait étudier complètement les conditions de leur

locomotion, mais cette réserve faite, il est clair que chez eux comme chez *Alactaga*, l'angle poplité, beaucoup plus fermé que d'habitude dans le repos, doit s'ouvrir avant que l'angle pédieux le fasse à son tour et projette l'animal en des bonds prodigieux.

BIBLIOGRAPHIE

CUVIER (G.). — *Recherches sur les ossements fossiles*, Paris, 4e édition, 1835-37.

MECKEL (J.-F.). — *Traité d'Anatomie comparée*, trad. fr., t. III (squelette) 1829, t. VI (myologie) 1828-30.

BLAINVILLE (H.-M.) DUCROTAY DE. — *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire* etc., Paris, 1839-52.

STRAUS-DURKHEIM. — *Anatomie du Chat*, 1845.

GERVAIS (P.). — *Hist. nat. des Mammifères*, I et II, 1854-55, Paris.

— *Zool. et Paléont. françaises.* Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés, 2e éd., 1859.

— *Zool. et Paléont. générales.* Nouv. rech. sur les animaux vertébrés viv. et foss., Paris, 1867-69

JOULIN. — *Anat. et Physiol. comparées du bassin des Mammifères.* Arch. génér. de Médecine, t. I, 1864.

BIANCONI (J. Jos.). — *La théorie darwinienne......* Bologna, 1874 (description de la main de divers Mammifères, p. 49-184).

FÜRBRINGER (M.). — *Zur vergl. Anatomie der Schultermuskeln.* Ienaische Zeitsch. f. Med. u. Natur., 1873. IIIe, Theil. Morph. Jahrb. Bd. I, 1876.

HUXLEY (TH.). — *On the Characters of the Pelvis in the Mammalia, and the Conclusions respecting the Origin of Mammals which may be based on them.* Proc. Royal Society, vol. XXVIII. London, 1879.

GIEBEL (C.-G.) et LECHE (W.). — In Bronn's ThierReich. *Säugethiere*, 1874-1900.

BREHM (A.-E.). — *Les Mammifères*, 2 vol. Paris J.-B. Baillière.

VOGT (C.). — *Les Mammifères*, Paris, Masson, 1884.

FLOWER (W.-H.). — *An introduction to the Osteology of the Mammalia*, London, 1885.

HOWES (C.-B.). — *The morphology of the Mammal Coracoïd.* Journ. of Anat. and Phys., t. 21, 1887.

GEGENBAUR (C.). — *Traité d'Anatomie humaine.* Trad. franç. par Ch. Julin, Paris, 1889.

VIALLETON (L.). — *Essai embryologique sur le mode de formation de l'exstrophie de la vessie.* Archiv. provinc. de Chirurgie. T. I. 1892.

HOWES (C.-B.). — *On the mammalian pelvis, with especial reference to the young of Ornithorhynchus anatinus*, Journ. of Anat. and Physiol., vol. XXVII, 1893.

ZITTEL (C.). — *Traité de Paléontologie*, t. IV, 1894.

— *Grundzüge der Palaeontologie*, 2 Bd. Neu bearbeitet von Broili, Koken, Schlosser, 1911.

POIRIER (P.) et CHARPY (A.). — *Traité d'Anat. humaine*, 2e édit., Paris, 1902.

CHAUVEAU, ARLOING et LESBRE. — *Anat. comp. des animaux domestiques*, 5e édit., Paris, 1903.

MAX WEBER. — *Die Säugetiere*, Iéna, 1904.

TESTUT (L.). — *Traité d'Anatomie humaine*, 6e édit., 1910.

ANTHONY (R.). — *Contribution à l'étude morphologique générale des caractères d'adaptation à la vie arboricole chez les Vertébrés.* Ann. des Sc. nat. Zoologie, 1912.

ZUR STRASSEN (O.). — *Brehm's Tierleben.* Vierte Auflage. *Säugetiere.* Leipzig, 1912.

BERENBERG-GOSSLER (H. VON). — *Beiträge zur Entwickel. d. caud. Darmsabsehn.* Anat. Hefte Bd 49, 1913.

MONTANÉ (L.) et BOURDELLE (E.). — *Anatomie régionale des animaux domestiques*, 1913-1917. Paris, Baillère et fils.

WATSON (D.-M-.S.). — *On the Primitive Tetrapode Limb.* Anat. Anz. Bd., 44, 1913.

WEIDENREICH (F.). — *Ueber das Hüftbein und das Becken der Primaten und ihre Umformung durch den aufrechten Gang.* Anat. Anz. Bd., 44, 1913.

POPOWA (N.). — *Zur Morphologie des Extremitäten-Skeletts der Artiodactyla Sus und Bos.* Anat. Anz. Bd. 43, 1913.

ANTHONY (R.). — *Les organes de Locomotion aérienne chez les Vertébrés volants.* Paris, 1913.

VOOD JONES (FR.). — *The Functional history of the Cœlom and the Diaphragm.* Jour. of Anat. and Physiol., vol. XLVII, 1913.

RUTHERFORD (N.-C.). — *A Contrib. to the Embryol. of the fore limb Skeleton.* Journ. of Anat. and Phys., vol. 48, 1914.

VALLOIS (H.-V.). — *Étude anat. de l'articul. du genou chez les Primates.* Thèse médec. Montpellier, 1914.

— *La valeur morphol. de la rotule chez les Mammif.* Bulletin Soc. Anthr. Paris, 1917.

— *Les transformations de la musculature de l'épisome.* Thèse de Sciences. Paris, 1922.

WATSON (D. M. S.) *The Evolution of the Tetrapod Shoulder Girdle......* Journ. of Anat. vol. LII. 1918.

CHAPITRE VI

DISPOSITIONS PROPRES A QUELQUES ORDRES DE MAMMIFÈRES

Dans ce chapitre sont réunies quelques données relatives à certains ordres dont l'appareil locomoteur offre des dispositions tout à fait particulières. Ces données se rapportent surtout aux membres ; pour les ceintures les détails ont été exposés dans le chapitre précédent, sauf pour les Pisciformes où elles sont étudiées dans ce chapitre.

Article I. — Monotrèmes

Les membres des Monotrèmes sont disposés suivant le mode transversal, c'est-à-dire que leurs stylopodes sont perpendiculaires au plan

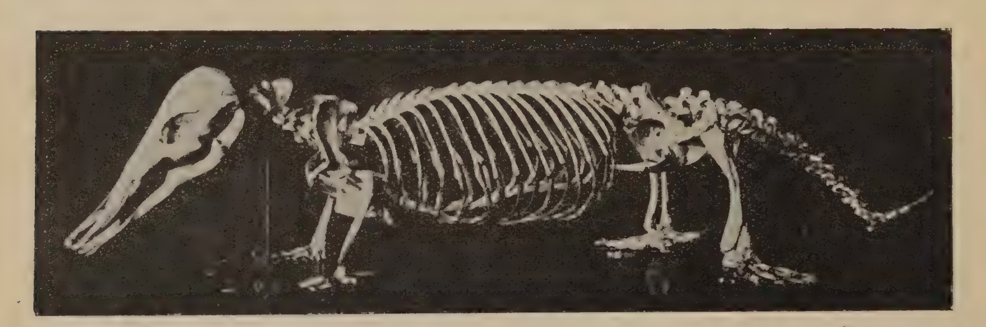


Fig. 163. — *Squelette d'*Ornithorhynchus paradoxus.

sagittal, et qu'il en résulte une allure semi-rampante. Sans doute les membres n'ont pas le type transversal idéal, décrit plus haut, et leurs zeugopodes offrent, par rapport au premier segment du membre, une orientation tout autre que dans ce type, mais la position horizontale des stylopodes domine la structure du membre et impose le groupement horizontal des muscles de sa racine, qui est caractéristique des animaux rampants et semi-rampants.

Membre antérieur. — L'humérus est dirigé à peu près transversalement, en tout cas il est beaucoup plus voisin du plan transversal que chez les Sauriens, et ne peut jamais comme chez ces derniers, s'accoler

aux flancs sur toute sa longueur, la saillie extraordinaire de son entépicondyle l'en empêcherait. Il ressemble à première vue à un humérus de Saurien, son proximum étant aplati dorso-ventralement comme chez

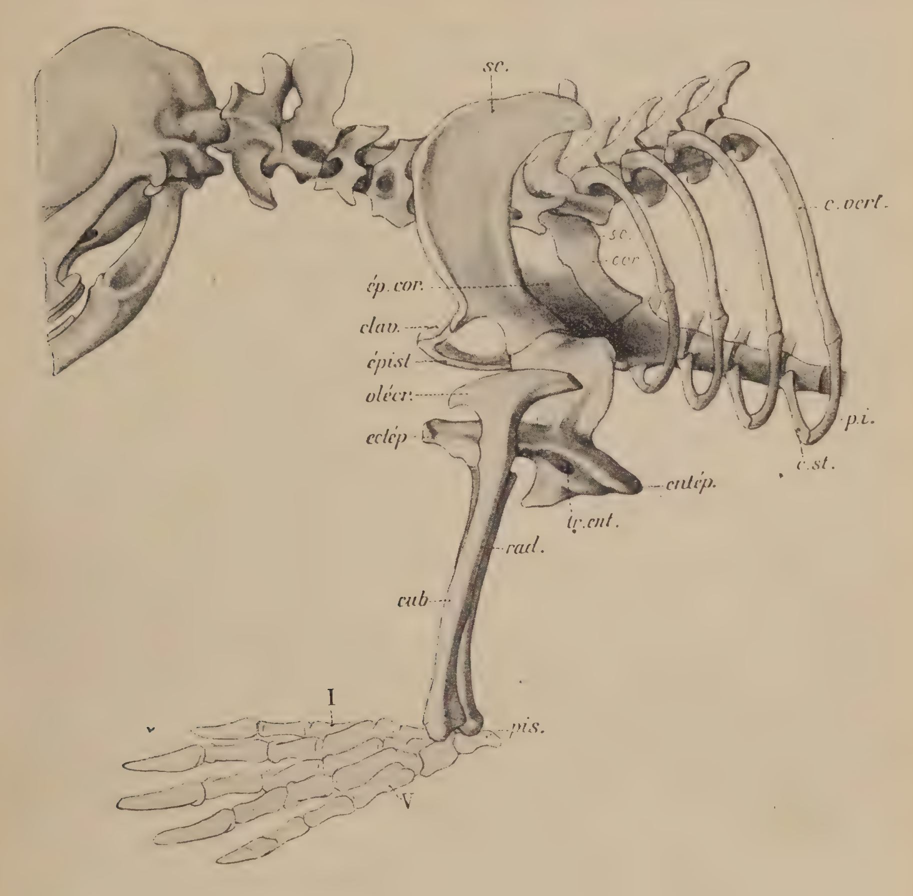


Fig. 164. — *Membre antérieur, ceinture et thorax d'Ornithorhynque, vus de profil et un peu d'en haut.*

clav., clavicule ; — *cor.*, coracoïde ; — *cub.*, cubitus ; — *c. st.*, côte sternale ; — *c. vert.*, côte vertébrale ; — *ectép.*, ectépicondyle ; — *entép.*, entépicondyle ; — *ép. cor.*, épicoracoïde ; — *épist.*, épisternum ; — *olécr.*, olécrane ; — *p. i.*, partie intermédiaire ; — *pis.*, pisiforme ; — *rad.*, radius ; — *sc.*, scapulum ; — *tr. en t.*, trou entépicondylien ; — I, V, premier, cinquième métacarpiens.

ceux-ci, et muni d'un condyle articulaire allongé d'avant en arrière. Pourtant ce condyle est situé un peu plus sur la face dorsale ; les tubérosités latérale et médiale sont moins saillantes que chez les Sauriens, mais elles se continuent sur la diaphyse par des crêtes élevées dont les directions se croisent, donnant à l'os un aspect tordu. La crête née de la

tubérosité latérale aboutit à peu près au milieu de la ligne bitrochléenne sur la face ventrale de l'humérus, tandis que celle partie de la tubérosité médiale se porte obliquement jusqu'à l'ectépicondyle dont elle forme en partie la saillie.

Le distum huméral est très étendu d'avant en arrière et souvent dirigé obliquement de haut en bas et d'avant en arrière comme celui des Lézards bien que n'atteignant jamais une obliquité aussi proche de la verticale. Il diffère beaucoup toutefois de celui des Sauriens en ce qu'il n'est pas formé en majeure partie par la portion de l'os articulée avec le zeugopode, mais bien par les tubérosités situées en dehors de la surface articulaire. Aussi convient-il d'appeler son bord distal diamètre interépicondylien par opposition au diamètre bitrochléen des Sauriens et de la plupart des autres Vertébrés. Ceci est d'autant plus justifié que la surface articulaire pour le zeugopode au lieu d'être représentée par deux condyles distincts, placés l'un à côté de l'autre et formant l'axe de la charnière du coude, est constituée ici par une seule saillie destinée à la fois aux deux os du zeugopode, et dont les dimensions sont infiniment restreintes par rapport au diamètre interépicondylien. Les tubérosités latérales (ectépicondyle et entépicondyle), sont aplaties et extrêmement développées, surtout la dernière, si bien que le trou qui la traverse est situé chez l'Échidné, comme le faisait remarquer Cuvier, presque au milieu de la largeur de l'os. Ce grand développement est en rapport avec le pouvoir de fouir, très marqué chez les Monotrèmes ; il fournit aux fléchisseurs des doigts et aux anconés des insertions étendues.

Le zeugopode est formé des deux os habituels, tous les deux bien développés, quoique le cubitus l'emporte beaucoup en puissance sur le radius. Ces deux os sont absolument parallèles entre eux, sans le moindre croisement, le radius étant situé en dedans, le cubitus en dehors ; le plan du zeugopode est ainsi absolument transversal, c'est-à-dire perpendiculaire à la direction qu'il a dans le membre transversal typique. Ce changement de position est en rapport avec la pronation complète de la main. Il en résulte que dans la fermeture de l'angle cubital, ce n'est point la face ventrale ou de flexion du zeugopode, mais bien son bord interne, formé par le radius, qui se rapproche du stylopode. Cette fermeture du coude est d'ailleurs assez étroitement limitée par la saillie formée en dedans par la tête du radius qui l'arrête en butant contre l'humérus. En revanche l'avant-bras peut effectuer sur le bras des mouvements d'avant en arrière et inversement, le condyle unique, arrondi, de l'humérus se prêtant bien à ces mouvements inusités de l'articulation du coude. On peut supposer que la disposition singulière de l'olécrane, dont le sommet est étiré d'avant en arrière de manière à former sur le corps de l'os la barre trans-

versale d'un T, (olécr., fig. 164), est en rapport avec ces mouvements antéro-postérieurs de l'articulation du coude. Les anconés courts, allant de cette barre aux tubérosités latérales de l'humérus, pourraient contribuer à réaliser ces derniers.

La main ne présente pas de caractère particulier. C'est une main pentadactyle plantigrade, plus allongée chez l'Ornithorhynque, plus courte, mais plus forte chez l'Échidné dont le pouvoir fouisseur est incomparablement plus marqué. Le plan de la main continue celui du zeugopode en faisant avec lui un angle assez ouvert; le bord radial est en dedans, le cubital en dehors. La face palmaire s'applique très largement sur le sol. Le carpe est court et large, il s'articule avec les deux os du zeugopode. La première rangée comprend un scapho-lunaire et un pyramidal. Du côté radial existe un petit sésamoïde articulé avec le scapho-lunaire et du côté cubital on trouve un pisiforme articulé à la fois avec le cubitus et avec le pyramidal. La seconde rangée du carpe comprend les quatre os typiques des Mammifères, l'os crochu répondant aux deux derniers carpiens. Il n'y a pas de central.

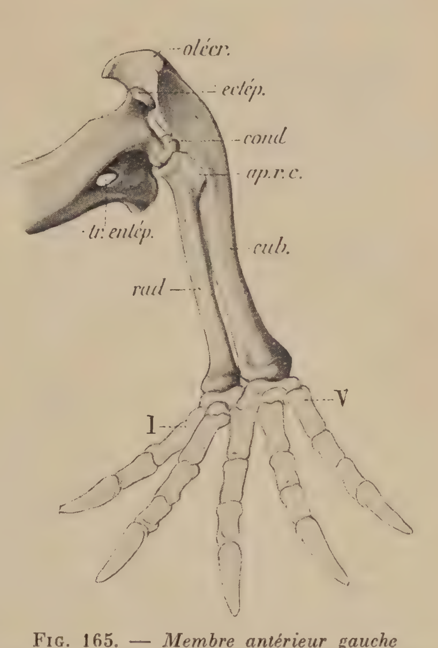


Fig. 165. — *Membre antérieur gauche d'Ornithorhynque, vu par la face antérieure.* *ap, r. c.*, apophyse radio-cubitale empêchant tout renversement en dehors du radius ; — *cond.*, condyle ; — *cub.*, cubitus ; — *ectép.*, ectépicondyle ; — *olécr.*, olécrane ; — *rad.*, radius ; — *tr. entép.*, trou entépicondylien ; — I, V, premier, cinquième métacarpiens.

Les métacarpiens et les doigts, au nombre de cinq, sont plus courts et plus forts chez les Échidnés où la phalange onguéale, très puissante, sert à creuser la terre, plus longs et plus minces chez l'Ornithorhynque. Chez ce dernier une palmure s'étend entre les doigts et même un peu en avant d'eux, donnant à la main un pouvoir natatoire bien marqué. Dans les deux genres le pouce est moins développé que les autres doigts.

A la face palmaire il y a un large ou deux plus petits sésamoïdes développés dans les tendons fléchisseurs. Par l'absence du central, la fusion du scaphoïde et du semi-lunaire, celle des deux derniers carpiens de la seconde rangée, enfin par la présence des sésamoïdes radial et palmaire, cette main offre des caractères très nettement mammaliens,

tandis qu'elle diffère beaucoup de celle des Sauriens, et même de celle des Chéloniens où le nombre des phalanges suit la même règle que chez les Mammifères, contrairement à ce qui s'observe chez les Sauriens.

La pronation totale de l'avant-bras et de la main distingue ce membre antérieur du membre transversal typique. C'est une adaptation à la marche et au fouissement qui suppose une orientation nouvelle du proximum zeugopodique. En effet, dans le membre transversal type, ce proximum est parasagittal (radius préaxial, cubitus postaxial), tandis qu'il est maintenant transversal (radius médial, cubitus latéral) ; il a donc subi une torsion de 90° avec laquelle est en corrélation la présence d'un seul condyle huméral pour le zeugopode.

Membre postérieur. — Ce membre appartient plus nettement que le premier au type transversal, et dans sa position moyenne, pendant la station, ses trois segments sont situés à peu près exactement dans ce plan.

Nous parlerons d'abord de l'Ornithorhynque. Le fémur, transversal, a sa face dorsale ou d'extension tournée en haut (dorsalement) ; son bord préaxial est dirigé en avant (cranialement), le postaxial en arrière (caudalement). La face de flexion de l'os et ses condyles distaux regardent en bas (ventralement). Le proximum fémoral comprend une tête articulaire hémisphérique située dans le prolongement de la diaphyse, et à peu près exactement au milieu du proximum, entre les deux trochanters. Le trochanter médial, un peu plus petit, est situé sur le bord cranial de l'os avec qui il se continue par une portion lamellaire. Le trochanter latéral, situé sur le bord caudal, est un peu plus développé et se rattache également à la diaphyse par une lame triangulaire, de sorte que le proximum tout entier est aplati de haut en bas, élargi en un triangle isocèle dont les deux trochanters forment les angles de la base, sur le milieu de laquelle est la tête articulaire. Celle-ci est reçue dans une cavité cotyloïde hémisphérique regardant en dehors, et dont le bord, complet, n'est interrompu par aucune échancrure cotyloïdienne. Dans la locomotion le fémur fortement appliqué contre la cavité cotyloïde par les divers muscles de la cuisse, presse également contre toute la périphérie de cette cavité qui se développe par suite également dans toute son étendue. Il n'y a pas de ligament rond. Au distum fémoral le diamètre bicondylien est horizontal. Il y a une rotule bien développée. Le zeugopode est formé des deux os typiques, tous deux bien développés. Le tibia, plus fort, appuie sa tête proximale sur les deux condyles fémoraux et s'étend d'autre part jusque sur la moitié interne de la poulie astragalienne. Il est légèrement courbe, formant une concavité tournée

en avant. Il est placé sur le bord cranial du zeugopode. Sur le bord caudal de la jambe se trouve le péroné, plus mince, mais dont le proximum, très développé, se divise en deux parties : l'une, plus petite, placée sur le bord latéral de l'os (le membre étant dans sa position moyenne, c'est-à-dire transversal), s'articule avec le proximum tibial et, sur une faible étendue, avec le condyle péronéal du fémur. L'autre, plus large, située sur le bord médial, consiste en une forte expansion osseuse, aplatie d'avant en arrière, transversale par conséquent, et qui dépasse fortement en dessus la face dorsale du fémur. Cette lame, élargie vers le haut, mérite le nom d'apophyse flabelliforme. Elle sert à augmenter la surface d'insertion de divers muscles de la région, à savoir : le long fléchisseur des doigts, le long péronier, attachés en partie sur sa face externe, le soléaire, le plantaire et le fléchisseur péronéal insérés sur sa face interne.

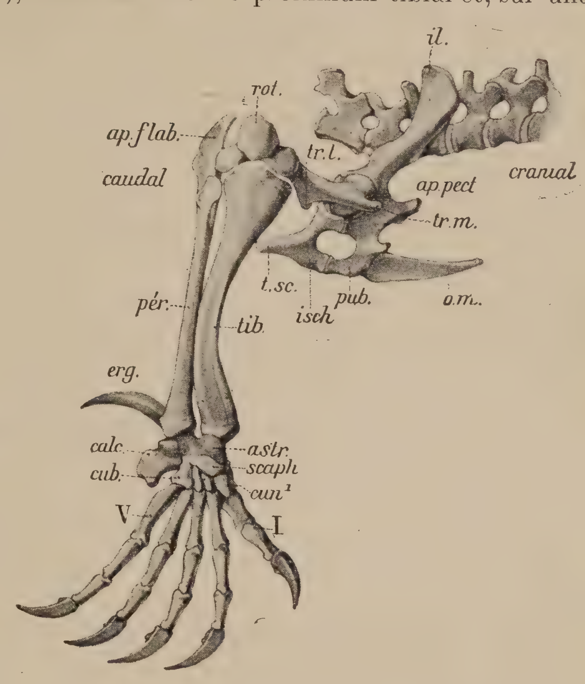


Fig. 166. — *Bassin et membre postérieur d'Ornithorhynque dans leur position naturelle.*

ap. flab., apophyse flabelliforme ; — *ap. pect.*, apophyse pectinée ; — *astr.*, astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — *cun¹*, premier cunéiforme ; — *erg.*, ergot ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *o. m.*, os marsupial ; — *pér.*, péroné ; — *pub.*, pubis ; — *rot.*, rotule ; — *scaph.*, scaphoïde ; — *tib.*, tibia ; — *tr. l.*, trochanter latéral ; — *tr. m.*, trochanter médial ; — *t. sc.*, tubérosité sciatique ; — I, V, premier, cinquième métatarsiens.

Le pied a la structure typique de celui des Mammifères. Il comprend un astragale muni d'une saillie articulaire dorsale pour le zeugopode. Cette saillie est divisée par un sillon en deux moitiés, l'une pour le tibia, l'autre pour le péroné, et a la forme d'un segment de poulie dont la circonférence est située dans le plan transversal comme le membre tout entier, de sorte que le pied se fléchit lui-même dans ce plan seulement. Le calcanéum fournit au péroné une petite facette articulaire, et il est muni d'une forte tubérosité ou talon. Mais cette tubérosité au lieu

d'être située dans le plan formé par le pied et la jambe, comme d'habitude, est dirigée perpendiculairement à ce plan, c'est-à-dire caudalement Au bord interne (ici cranial) du pied se trouve un scaphoïde, en rapport avec l'astragale et les trois cunéiformes ; au bord externe (ici caudal), est le cuboïde, articulé avec les deux derniers métatarsiens, d'une part, avec l'astragale et le calcanéum d'autre part. En dehors de ces os canoniques on en trouve deux autres, l'os porte-aiguillon, et un petit os situé sur le bord tibial. Le premier, beaucoup plus fort chez les mâles où il porte le puissant aiguillon osseux caractéristique de ces êtres, s'articule à la fois avec le tibia et avec la face plantaire de l'astragale ; il répond pour Leche à l'os *tibial*, l'astragale représenterait donc dans ce cas uniquement l'intermédiaire. Le petit os du bord tibial est peut-être un rudiment du 6e doigt.

Il y a cinq métatarsiens et cinq doigts avec le nombre des phalanges caractéristique des Mammifères. Le gros orteil est un peu plus faible que les autres doigts. L'axe du pied est dirigé en dehors, ce qui fait que tous les segments du membre sont bien dans le même plan transversal, comme il a été dit plus haut. Pourtant les doigts se recourbent un peu en arrière, et, comme l'a fait remarquer Cuvier (Oss. foss. T. V, Ire partie, p. 153) « l'animal tourne ordinairement sa jambe comme les Phoques et les Lézards, de manière que les ongles se dirigent en arrière et que le tibia et le pouce sont vers le dehors, le péroné et le petit doigt vers le dedans. »

Pour bien comprendre la constitution et le fonctionnement de ce membre il y a lieu de le considérer dans deux conditions : dans la marche et dans la nage.

Dans la marche le membre est bien transversal jusqu'à l'axe du pied compris, et ce dernier n'est pas dirigé en arrière aussi fortement que le dit Cuvier. La levée du membre est faite par le m. droit antérieur qui s'insère au-dessus du cotyle et par le grand fessier qui se perd dans l'aponévrose de la cuisse et du genou. La cuisse est portée en avant par le psoas et l'iliaque attachés au trochanter médial bien développé, par le pectiné, par les fibres antérieures du muscle court adducteur qui s'insèrent à l'os marsupial situé très en avant, et aussi par celles du droit interne qui s'attachent au même os. Mais ce dernier muscle est indirect, et, sautant le fémur, il s'attache seulement à la jambe. La cuisse est rétractée directement par le petit et le moyen fessier, puis par le caudo-fémoral qui s'insèrent tous au fémur et, indirectement par le biceps et les ischio-tibiaux qui vont à la jambe. Les adducteurs paraissent agir surtout en maintenant le fémur bien horizontal, c'est-à-dire en empêchant son distum d'être relevé sous le poids du corps. Ils sont aidés dans cette

fonction par l'obturateur externe, le droit interne, les ischio-tibiaux et le biceps.

Le pied offre dans la marche un fonctionnement spécial. Le talon appuie sur le sol comme dans le cas du pied plantigrade vrai, de celui de l'Homme, par exemple, mais en raison de sa direction singulière, perpendiculaire à l'axe du pied, ce n'est point le métatarse et les orteils qui continuent en avant du zeugopode la direction du talon, mais bien le bord tibial du pied qui doit fournir l'appui ou les appuis antérieurs réalisés chez l'Homme par les orteils extrêmes. Y a-t-il un ou deux appuis sur ce bord ? On croirait, à voir certains squelettes qu'il y en a deux, l'un interne serait formé par l'os porte-aiguillon qui descend un peu plus bas que la face plantaire de l'astragale, l'autre externe se trouverait au niveau du premier cunéiforme. Quoi qu'il en soit, il est certain que le support formé par la réunion de ces trois points : tubérosité calcannéene, os porte-aiguillon et premier cunéiforme, n'offre pas une élasticité comparable à celle du pied des autres Mammifères où il existe une voûte plantaire composée de nombreux os articulés entre eux, et c'est là sans doute une des conditions de la marche peu rapide de ces animaux. Mais ce support suffit pour la locomotion de ces êtres, et l'on peut considérer leur pied comme possédant deux fonctions s'exerçant séparément, l'une de soutien pour la jambe, d'appui sur le sol, qui est remplie par le tarse seul avec les points d'appui indiqués ci-dessus ; l'autre de rame natatoire ajoutée sur le bord du pied que l'on doit appeler latéral vu sa position par rapport aux axes du corps et qui est formée par les rayons pédieux. Ces derniers ne jouent guère de rôle dans l'appui, suffisamment assuré par le tarse, et dans la marche ils constituent plutôt un obstacle par la traînée qu'ils effectuent forcément sur le sol à cause de leur longueur.

Dans ce pied les muscles jumeaux et soléaires, bien que conservant leurs insertions habituelles, prennent un rôle nouveau à cause de la direction anormale du talon. Le pied posant à plat sur le sol, l'angle pédieux n'a plus la fonction de ressort dont les jumeaux-soléaires forment l'élément actif, mais, attachés au talon, lui-même fortement appliqué contre le sol, ces muscles tirent le genou en arrière et contribuent à maintenir le fémur transversal. D'autre part ils n'agissent plus jamais comme ouvrant l'angle pédieux comme ils le font encore chez nous lorsque le talon est relevé et que nous marchons sur la pointe des pieds, et ils ont perdu une fonction qu'ils avaient toujours eue jusqu'ici, celle de complément des muscles fléchisseurs des doigts. Le groupement musculaire formé par les jumeaux-soléaires et les fléchisseurs divers, que l'on trouvait réunis et concertants depuis les Urodèles, est maintenant

dissocié, et cette disposition est en rapport avec la déviation de la tubérosité calcanéenne.

Dans la natation le membre postérieur des Ornithorhynques change un peu d'orientation, et, de rigoureusement transversal, tend à se placer dans un plan frontal, sans y arriver jamais toutefois ; c'est ainsi qu'il réalise une position voisine de celui des Phoques comme il a été dit plus haut. Le pied présente alors son bord tibial dirigé en bas, son bord péronéal en haut, et, dans la filée, il est étendu autant que possible sur le zeugopode formant avec lui un angle très obtus. Dans la nage il est probable que les deux premiers segments du membre restent à peu près immobiles et que la propulsion est obtenue simplement par la fermeture et l'ouverture successives de l'angle pédieux, l'ouverture de cet angle exerçant contre l'eau une action d'autant plus forte que le pied est plus grand, palmé, et manœuvré par les muscles puissants qui s'insèrent à l'expansion flabelliforme du péroné. On sait que chez les Phoques où le membre est emmailloté sous la peau jusqu'au niveau de l'articulation zeugo-autopodique, et a par conséquent ses deux premiers segments à peu près immobiles, un mouvement analogue du pied — favorisé d'ailleurs par d'autres dispositions de l'articulation tibio-tarsienne et par le concours des jumeaux avec les fléchisseurs — suffit à produire la propulsion, dans laquelle les bras ne jouent qu'un faible rôle. Chez les Monotrèmes où les deux premiers segments du membre, bien qu'empêtrés dans le panicule charnu commun qui enveloppe tout l'animal, sont cependant plus longs et plus mobiles, il est possible qu'ils participent aussi à la foulée de l'eau, le fémur étant fortement rétracté par les muscles appropriés. Mais il est certain que les mouvements seuls du pied suffisent à une grande partie de la tâche comme on l'a déjà vu pour le Crocodile, où il existe un dispositif très particulier pour ce mouvement. Bien entendu nous ne prétendons pas exclure les membres antérieurs de toute fonction dans la nage, nous n'examinons ici que les dispositions du membre postérieur adaptées à cette fonction. La position de la main en pronation parfaite, sa palmure, sa longueur, la présence de muscles fléchisseurs puissants, indiquent que le membre antérieur s'associe très efficacement au postérieur dans la natation.

Le membre postérieur de l'Échidné ressemble beaucoup à celui de l'Ornithorhynque. Cependant le fémur est moins transversal et dirigé un peu plus en avant sans jamais toutefois atteindre la position qu'il offre chez les Mammifères dressés. Son trochanter médial est plus petit, sa tête articulaire plus voisine du bord cranial que chez l'Ornithorhynque.

Par suite le zeugopode est aussi moins rigoureusement transversal, et le tibia est dirigé un peu en dedans, le péroné un peu en dehors. L'ex-

pansion flabelliforme du péroné est beaucoup moins développée que chez l'Ornithorhynque et cela est d'autant plus frappant que les os sont plus forts.

Le pied offre la même constitution que dans l'Ornithorhynque, toutefois la tubérosité calcanéenne n'est pas aussi nettement perpendiculaire à l'axe du pied et se dirige un peu parallèlement aux doigts, en même temps que du côté plantaire. Ceci est évidemment en rapport avec la direction moins transversale de l'axe du pied qui, participant du caractère des deux premiers segments, est tourné comme eux un peu du côté cranial. L'appui du pied se fait suivant une ligne allant d'avant en arrière et de dedans en dehors et qui passe par le gros orteil et par la tubérosité calcanéenne. Les rayons du pied sont courts et forts quoique beaucoup moins qu'au membre antérieur ; le gros orteil est beaucoup plus court que les autres. Les doigts sont repliés en dessous, mais il ne faut pas dire pour cela, comme le fait ABEL, que l'animal marche sur la face dorsale de son pied, car il faudrait alors que la poulie astragalienne soit sur la face plantaire. Les doigts seuls se replient en dessous, mais la face dorsale du tarse offre la direction habituelle et regarde en haut.

Affinités des Monotrèmes. — Le squelette des membres offre chez les Monotrèmes des caractères mammaliens très nets et aucun trait des Sauropsidés. La constitution du carpe et surtout celle du tarse, si identique à celui des Mammifères et si caractéristique de ces derniers, ne laissent aucun doute à cet égard. Si l'on ajoute les caractères du bassin, ceux de la tête qui, comme la remarqué CUVIER n'appartiennent à ceux d'aucun ovipare d'aucune classe (Ossem. foss. V. Ire partie, p. 145), la présence d'épiphyses aux os longs, celle de sésamoïdes dans les tendons des fléchisseurs de la main, on voit que le squelette offre un nombre imposant de caractères mammaliens. Seule l'épaule en avait imposé pour une parenté reptilienne, mais après ce que nous en avons dit, nous pouvons espérer que cette manière de voir sera abandonnée. Par conséquent il ne reste comme traits reptiliens dans l'organisation de ces animaux que leur oviparité.

Mais ce caractère lui-même les rapproche-t-il des Sauropsidés ou bien indique-t-il simplement un état primitif ou embryonnaire du développement ? Il ne manque pas d'autres structures chez les Monotrèmes présentant les mêmes caractères d'imperfection ou de commencement, et notamment dans le cerveau. Il est donc incontestable que ces animaux ont gardé des caractères très primitifs, bien qu'ils aient subi en même temps de véritables dégénérescences comme la réduction ou la perte des dents. Mais il n'est pas moins vrai que certains caractères

fondamentaux, parce qu'ils sont liés à un degré élevé de la nutrition et des échanges organiques, leur sont communs avec les Mammifères : présence d'hématies sans noyau, de points d'ossification épiphysaires et par conséquent d'un mode d'accroissement et d'évolution des os tout mammalien, de poils, d'une respiration active assurée par le fonctionnement d'un diaphragme musculaire et par un poumon très développé, nutrition du jeune par une sécrétion maternelle, etc. Le fait de posséder une température oscillante et variable ne peut pas plus être considéré comme un caractère reptilien, que celui, assez répandu chez d'autres Mammifères, de présenter des phénomènes de vie ralentie pendant l'hibernation. Aussi après toutes ces remarques on peut, je crois, admettre que si l'on observe chez les Monotrèmes certains caractères qui physiologiquement sont intermédiaires entre ceux des Reptiles et ceux des Mammifères, ils doivent bien plus s'interpréter comme caractères d'infériorité ou de début que comme des marques d'une parenté reptilienne, que les caractères morphologiques soigneusement étudiés ne confirment pas. H. Vallois (1922), a montré que les muscles de leur épisome ont les caractères généraux de ceux des Mammifères.

Nous les considérerons donc comme des Mammifères incontestables, ayant conservé des caractères primitifs surtout dans leur cerveau et dans leur appareil génital, et dont les membres, développés suivant le type transversal, ont entraîné des modifications fort importantes dans les ceintures. Il n'est pas besoin de revenir sur ces dernières et je renvoie, pour la ceinture pectorale aux pp. 289-299. Pour la ceinture pelvienne, qui a gardé beaucoup plus fidèlement le type mammalien, il suffit d'ajouter que le grand développement des os marsupiaux, si marqué chez les Monotrèmes, est certainement en rapport — au moins en partie — avec la nécessité, dans la marche semi-rampante, d'une large nappe musculaire disposée horizontalement sur la face ventrale du bassin. La plaque pelvienne étant ici courte, comme chez les Mammifères, il fallait forcément l'allonger et cela a été obtenu par le développement des os marsupiaux qui ont pris des fonctions nouvelles (attache des muscles droit interne et court adducteur) qu'ils n'ont point chez les Marsupiaux. Ces os ne sont donc pas entièrement comparables dans les deux groupes, et nous fournissent un exemple typique des conditions différentes auxquelles peuvent être soumises deux formations apparemment identiques. Cet exemple doit être présent à l'esprit toutes les fois que l'on discutera la valeur et la signification des caractères morphologiques. Il montre que ces caractères doivent être soigneusement étudiés avant d'être rapprochés ou identifiés entre eux. Quoi qu'il en soit les os marsupiaux forment chez les Monotrèmes un des éléments de soutien qui

permettent, avec un bassin de Mammifère la formation d'une large plaque pelvienne pour l'insertion des muscles pelviens ventraux disposés en une vaste lame horizontale comme l'exige le fonctionnement du membre rampant ou semi-rampant. Nous verrons plus tard chez les Chiroptères, dont le membre postérieur est disposé sur le type rampant, comment le bassin s'adapte à la formation de cette lame musculaire horizontale.

Pourquoi maintenant cette direction transversale des membres chez les Monotrèmes ? Il est naturellement impossible de répondre d'une manière complètement satisfaisante à cette question. Trop de données manquent pour la résoudre. On peut cependant supposer que cette disposition, qui n'est aucunement favorable à la locomotion terrestre et qui est bien au-dessous, sous ce rapport, du type dressé habituel chez les Mammifères, est le résultat du développement transversal relativement considérable de la cavité du tronc qui a forcé le stylopode des membres à prendre l'orientation transversale, à peu près comme chez les Chéloniens le développement de la carapace a entraîné l'inversion de l'humérus.

Comme chez les Chéloniens aussi cette disposition est sans doute le résultat d'un pur développement embryonnaire, d'une croissance spéciale des parties qui a produit d'emblée la structure définitive, et elle ne peut aucunement être considérée comme le résultat de changements graduels et minimes, transmis et accumulés au cours de générations nombreuses. En effet le mode de fonctionnement des stylopodes s'effectue d'une manière bien différente dans les trois types décrits : rampant, semi-rampant et dressé, et exige dans chaque cas des dispositions musculaires spéciales, qui ne comportent pas de transitions entre elles.

Que la cavité viscérale des Monotrèmes soit très développée, c'est incontestable si l'on réfléchit que chez l'Ornithorhynque, dont le tronc est le plus étroit, le diamètre du thorax dépasse plus de la moitié de la longueur du tronc, que les côtes sont très nombreuses, et que le détroit antérieur du bassin est très large. Enfin on sait que ces animaux résistent énormément aux blessures, ce qui implique une vie viscérale puissante.

Article II. — Pinnipèdes

Les Pinnipèdes offrent une adaptation à la vie aquatique d'animaux ayant gardé d'étroites ressemblances avec les Carnivores. Il est intéressant d'étudier leurs membres, et cette étude doit être faite à part pour deux types passablement divergents de cet ordre, les Phoques et les

Otaries. Ces dernières sont plus familières à tout le monde à cause de leur fréquence dans les jardins zoologiques et de leur introduction dans les cirques où la facilité de leur dressage et leur intelligence leur ont donné une place importante. Elles se distinguent des autres Pinnipèdes par la présence du pavillon de l'oreille d'où leur nom, et par leur facilité à se mouvoir sur le sol en se servant de leurs quatre membres. En effet, les membres postérieurs, bien que terminés en nageoires et emmaillotés sous la peau du tronc jusqu'au voisinage du pied, peuvent être facilement ramenés sous le ventre. par une courbure imprimée à la colonne vertébrale, pour soulever le corps et le faire progresser. Dans l'eau la locomotion est due surtout aux membres antérieurs, les pieds et la partie postérieure du corps servant à l'équilibration et à la direction, et l'Otarie semble voler dans l'eau (Pettigrew).

Les Phoques ont un corps fusiforme allongé, une tête arrondie et petite, moins mobile que celle des Otaries, parce que leur cou est plus court. Toute oreille externe leur fait absolument défaut. Leurs membres antérieurs, assez courts, ne paraissent guère leur servir à la progression à terre, mais ils leur aident à sortir de l'eau et à se hisser sur les glaçons ou sur les berges. Les membres postérieurs ne jouent absolument aucun rôle dans la marche sur le sol ; en effet, les jambes, toujours dirigées en arrière, ne peuvent point être ramenées sous le ventre. Aussi, lorsqu'ils sont à terre, les Phoques progressent-ils simplement en courbant fortement leur colonne vertébrale, puis en détendant l'arc ainsi formé. Ils avancent ainsi par une série de sauts dans lesquels leurs membres antérieurs ne paraissent pas leur être d'un grand secours, car on a observé qu'ils ne laissent point leur empreinte sur les pistes tracées par ces animaux sur la neige. Il y a d'ailleurs des différences à ce point de vue, suivant les espèces. Contrairement aux Otaries, les membres antérieurs ne servent guère dans la nage qu'à l'équilibre et aux changements de direction, les membres postérieurs ont au contraire le grand rôle, et les pieds, qui peuvent étaler largement ou resserrer leur palmure, sont pourvus de mouvements étendus et variés qui assurent la progression.

Ces divergences de fonctionnement qui supposent dans le système nerveux central une structure assez différente dans les deux cas, s'accompagnent aussi naturellement de différences dans les membres. Nous les exposerons successivement dans les deux groupes.

Phoques. — *Membre antérieur.* — Le membre antérieur est placé plus en avant, sur l'axe longitudinal du corps, que celui des Otaries ; il est aussi beaucoup plus court, ne mesurant, de la tête proximale de

l'humérus à l'extrémité du doigt le plus long, que le quart ou le cinquième de la longueur comprise entre le bout du museau et l'extrémité de la queue, tandis que chez les Otaries, il atteint près de la moitié de cette longueur.

Il est constitué sur le même type que celui des Carnivores. L'omoplate, dont le bord coracoïdien et le bord spinal se continuent l'un dans l'autre en formant une courbe arrondie est plus étendue de ce côté que chez les Carnivores, elle présente une épine terminée en bas par un acromion qui reste éloigné de la cavité articulaire. La fosse sus-épineuse est bien développée. Il n'y a pas de clavicule. L'humérus est court, dirigé d'avant en arrière avec sa face d'extension regardant en haut celle de flexion en bas, comme dans les Mammifères ordinaires. Son proximum comprend une tête articulaire saillante presque terminale, bien que située davantage sur la face dorsale ou d'extension, et flanquée en dedans et en dehors de trochanters également bien développés. L'externe ou latéral se continue en bas avec une crête delto-pectorale bien marquée. Le distum huméral n'offre point deux condyles distincts pour les deux os du zeugopode, mais une seule surface articulaire, creusée en gorge de poulie, dans laquelle se meut le proximum zeugopodique. L'ectépicondyle est peu marqué, l'entépicondyle est plus large et présente chez *Phoca vitulina* un trou entépicondylien. Le zeugopode est formé des deux os ordinaires, mais qui sont placés l'un en avant de l'autre sur toute leur longueur, sans le moindre croisement, de sorte que le plan de

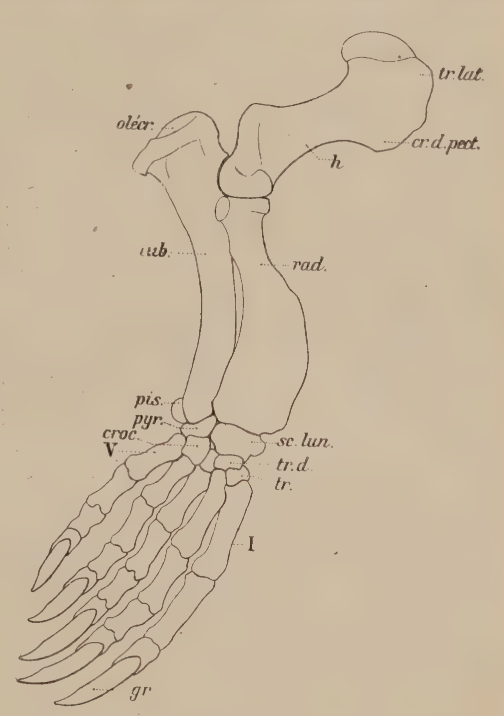


Fig. 167. — *Avant-bras et main de Phoque* (Phoca Albini, Aless.) d'après Bianconi.

cr. d. pect., crête delto-pectorale ; — *croc.*, os crochu ; — *cub.*, cubitus ; — *gr.* griffe ; — *h.*, humérus ; — *olécr.*, olécrane ; — *pis.*, pisiforme ; — *pyr.*, pyramidal ; — *rad.*, radius ; — *sc. lun.*, scapho-lunaire ; — *tr.*, trapèze ; — *tr. d.*, trapézoïde ; — *tr. lat.*, trochanter latéral ; — I, V, premier, cinquième métacarpiens.

l'avant-bras est entièrement parasagittal. Ces deux os, qui ne se soudent jamais l'un à l'autre, présentent un développement alternant de leurs extrémités, l'extrémité proximale du cubitus étant fortement élargie en un olécrane aplati latéralement et le radius ayant, de son côté, son extrémité inférieure très agrandie dans le même sens, sur la moitié de sa longueur. L'avant-bras se trouve donc en somme dans la position de demi-pronation, avec cette différence toutefois par rapport à celui de l'Homme, que la tête proximale du radius n'est point située latéralement par rapport à celle du cubitus, mais qu'elle s'est placée à peu près complètement en avant de cette dernière. Elle est parcourue d'avant en arrière par une crête saillante répondant au fond de la gorge de la poulie humérale et qui la divise en deux parties : l'une externe plus large qui forme la portion principale de la face articulaire du zeugopode en rapport avec la lèvre externe de la poulie humérale (le reste de cette face étant fourni par une facette du cubitus), l'autre interne, plus étroite, qui s'unit à la grande cavité articulaire du cubitus pour former la surface opposée à la lèvre interne de la poulie. En un mot la surface articulaire du zeugopode est subdivisée par une crête formée à la fois par le cubitus et par le radius, en deux versants comprenant chacun une facette fournie par les deux os, de sorte que ceux-ci ne peuvent effectuer aucun mouvement de rotation sur leur axe longitudinal et que toute pronation ou toute supination vraies sont impossibles. L'avant-bras ne peut se mouvoir sur le bras que dans le sens de la flexion ou dans celui de l'extension, et pendant toute la durée de celles-ci le plan formé par les deux os reste toujours parasagittal, ou ne subit que de très faibles déviations de cette situation. L'avant-bras est légèrement courbé d'avant en arrière et son bord radial décrit une convexité tournée en avant, qui forme une partie de la courbure de la nageoire. La main a cinq doigts pourvus de fortes griffes. Elle est d'un tiers plus longue que chacun des deux autres segments, mesurés entre leurs extrémités articulaires, et par là elle se différencie nettement de celle des Carnivores, la main de l'Ours blanc étant d'un tiers, celles du Lynx et du Chien moitié moins longues que l'humérus ou que l'avant-bras. L'axe de la main est légèrement incliné du côté cubital, si bien que l'ensemble des deux derniers segments du membre forme une lame aplatie latéralement avec un bord antérieur convexe, et un bord postérieur concave comme le font les ailes ou les



Fig. 168. — *Proximum de l'avant-bras du Phoque* (Phoca vitulina) d'après G. Cuvier.

cub., cubitus ; — *olécr.*, olécrane ; — *rad.*, radius ; — *v. e.*, versant externe ; — *v. i.*, versant interne.

nageoires. Le carpe comprend seulement six os canoniques à cause de la fusion du scaphoïde et du semi-lunaire ; le bord radial de la main est le plus fort, le premier métacarpien et le pouce étant plus épais et plus longs que les métacarpiens et les doigts suivants. Le second doigt dépasse un peu, il est vrai, le pouce, mais comme il a trois phalanges la règle ci-dessus n'est pas contredite. Les phalanges onguéales sont pourvues de longues griffes acérées dont la pointe regarde un peu en arrière comme pour se conformer à l'inclinaison de l'axe de la main du côté cubital. Cette direction est due à ce que l'axe de l'articulation des métacarpiens avec les doigts n'est pas disposé comme d'habitude de façon à permettre la flexion du doigt dans le sens de la paume seulement, mais qu'il fait un angle de 45° avec cette direction habituelle, au moins pour les premiers doigts (Bianconi).

Le membre antérieur des Phoques répond à une double adaptation : 1° former une rame ; 2° former en même temps un système angulaire de leviers capable d'agir sur un appui résistant. La première de ces fonctions exige que la main soit étalée dans le plan stylo-zeugopodique de telle manière que les trois segments étendus forment à peu près un seul plan avec deux angles opposés, l'angle stylo-zeugopodique ouvert en avant, l'angle zeugo-autopodique ouvert en arrière. Ce dernier est du reste peu mobile dans les rames, et son ouverture ne se modifie pas sensiblement. La partie du membre qui lui correspond suffit à constituer la rame qui, chez tous les Tétrapodes, consiste essentiellement en une lame aplatie, en forme de faux, avec un bord antérieur convexe et un bord postérieur plus ou moins concave. Mais cette rame peut être composée de parties différentes du membre suivant les cas ; chez les Cétacés, par exemple, elle est formée par les trois segments, chez les Tortues et chez les Phoques elle est constituée par les deux derniers segments du membre seulement, qui font seuls saillie en dehors du tronc, l'humérus étant plus ou moins enfoncé sous la peau et servant simplement de pédicule à la rame. Dans la nage les divers segments du membre sont immobiles les uns sur les autres et les mouvements se passent tous au niveau de l'articulation scapulaire. La forte saillie de la tête humérale arrondie, celle des trochanters et de la crête delto-pectorale, montrent clairement l'importance des mouvements dans cette articulation.

Lorsque le membre sert à l'appui sur une surface résistante il se comporte différemment, et les modifications de l'angle stylo-zeugopodique prennent une grande ampleur comme suffirait à le prouver le grand développement de l'olécrane. En ouvrant l'angle cubital, plus ou moins fermé auparavant, l'animal soulève son tronc sur son avant-bras fixé

par l'appui de la main, et en déplaçant celle-ci il prend un nouveau point de départ pour un soulèvement nouveau. Bien entendu les mouvements de l'humérus dans la cavité glénoïde s'ajoutent à ceux de la charnière du coude, et le fonctionnement du membre antérieur rappelle alors celui des animaux dressés. Toutefois l'appui de la main est un peu différent à cause de la direction de celle-ci. La main comme le zeugopode est en effet dans un plan parasagittal, elle ne pourrait donc toucher le sol que par sa tranche, c'est-à-dire par son bord cubital ou par son bord distal, c'est-à-dire par la rangée des griffes. Il est probable que dans certains cas où elle prend appui sur le sol, elle s'applique sur celui-ci par sa face palmaire ; elle doit pour cela se plier plus ou moins fortement sur le zeugopode au niveau de son articulation zeugo-carpienne et en tournant en haut sa face dorsale, latérale habituellement. Son axe n'est point alors dirigé en avant comme chez les animaux terrestres, mais en dehors ou légèrement en arrière. Ceci est contraire à certaines figures représentant les Phoques appuyés sur leurs pattes antérieures placées dans la position de celles d'un Lion, c'est-à-dire avec la main dirigée en avant, les griffes en bas, mais cette position de la main est certainement inexacte vu l'impossibilité absolue de la pronation, et en outre elle ne tient pas compte de l'obliquité si marquée des griffes dans le sens cubital. Mais il ne faut pas s'en étonner, la figuration des membres et de leurs attitudes dans les animaux qui ne ne nous sont pas très familiers est généralement très fautive, et, même dans les meilleurs ouvrages, elle ne peut permettre aucune observation décisive. Jusqu'à quel point la flexion de la main sur l'avant-bras s'observe-t-elle chez les Phoques ? Je n'ai pas eu l'occasion de m'en rendre compte, tandis qu'elle est très facile à voir chez les Otaries. Quoiqu'il en soit, le membre antérieur fonctionne activement pour permettre à ces animaux de se hâler sur les glaçons ou sur les berges. Il constitue en même temps une arme puissante comme le montrent les cicatrices profondes observées à la suite des combats que les mâles se livrent entre eux.

Membre postérieur. — Ce membre réclame une description spéciale, à cause de certaines particularités fort importantes de sa structure, et de la situation de ses différents segments par rapport aux plans du corps.

Le fémur est très court, il est disposé comme chez les Mammifères dressés, sauf que son distum est dirigé un peu en arrière et non en avant, l'angle zono-stylique est donc plus grand que 90°. Le genou, d'ailleurs caché sous la peau commune recouvrant le tronc et une grande partie du membre, est situé en dessous et un peu en arrière de la cavité cotyloïde et non pas en avant comme chez les Mammifères à membres

dressés (il s'agit toujours bien entendu de sa position moyenne). A part cela les bords et les faces du fémur ont la même direction que chez les animaux dressés : le bord tibial est tourné en dedans, le péronéal en dehors, la face d'extension en avant, celle de flexion en arrière. Le distum fémoral est pour ainsi dire coupé obliquement de dedans en dehors, le diamètre bicondylien n'est pas transversal et perpendiculaire à l'axe de la diaphyse fémorale, mais fortement oblique à cet axe, et le condyle latéral ou péronéal est placé presque verticalement en dessus du condyle interne. Il en résulte que le zeugopode prend une position spéciale. Le

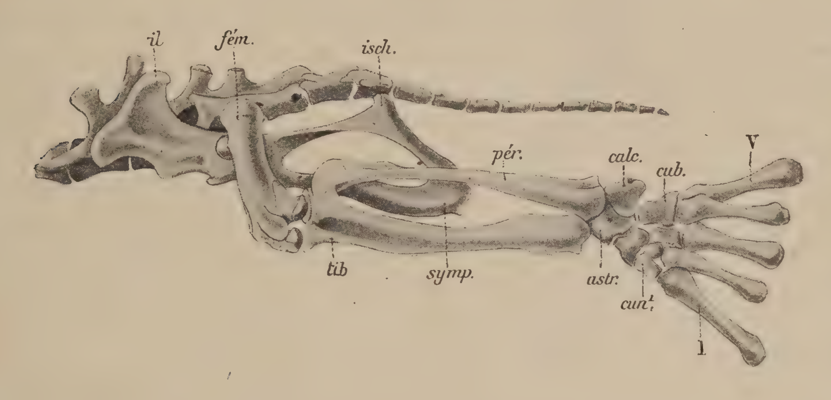


Fig. 169. — *Bassin et membre postérieur de* Phoca barbata, *dans leur position naturelle.*
astr., astragale ; — *calc.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — *cun*[1], premier cunéiforme ; — *fém.*, fémur ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *pér.*, péroné ; — *symph.*, symphyse ; — *tib.*, tibia ; — I, V premier, cinquième métatarsiens (les phalanges sont absentes).

tibia est placé en bas et un peu en dehors le péroné en haut et un peu en dedans, le plan zeugopodique devient latéral au lieu d'être transversal, la face d'extension de la jambe regarde en dehors au lieu de regarder en avant comme celle du fémur. Les deux os du zeugopode sont bien développés et libres sur toute leur longueur. A leur extrémité proximale seulement le péroné et le tibia se soudent entre eux, mais le plateau qui s'articule avec les condyles fémoraux est formé par le tibia seul.

Le pied se place dans le prolongement même du zeugopode, de telle manière que sa face dorsale ou d'extension est tournée en dehors, sa face plantaire en dedans. Il a la constitution typique du pied des Mammifères, avec un astragale pourvu à sa face dorsale d'un condyle saillant pour l'articulation avec le zeugopode et les os ordinaires avec en plus dans certains cas (*Phoca vitulina*), un petit osselet sur le bord. interne du pied, et qui représente peut-être un rudiment du sixième doigt Les deux doigts extrêmes (1 et 5) sont longs et très forts, le médian est

le plus petit, Les phalanges onguéales sont aplaties à leur extrémité et pourvues de griffes beaucoup moins fortes qu'à la main, parfois même rudimentaires. Tous ces doigts sont unis entre eux par une palmure. L'ensemble du pied est bien développé et constitue environ les neuf septièmes du zeugopode, c'est-à-dire qu'il dépasse d'environ 1/4 la longueur de ce dernier. Le condyle dorsal de l'astragale à la forme d'une saillie prismatique triangulaire avec une arête mousse à son sommet qui est tourné vers la jambe et deux faces inclinées en sens inverse : l'une inférieure (dans la position moyenne de la jambe) pour le tibia, l'autre supérieure, pour le péroné (fig. 170). L'articulation ainsi formée est moins ferme que celle des animaux dressés et des Otaries où le condyle astragalien est plus ou moins creusé en une poulie qui limite beaucoup plus les mouvements dans le seul sens de la flexion-extension et empêche les mouvements latéraux.

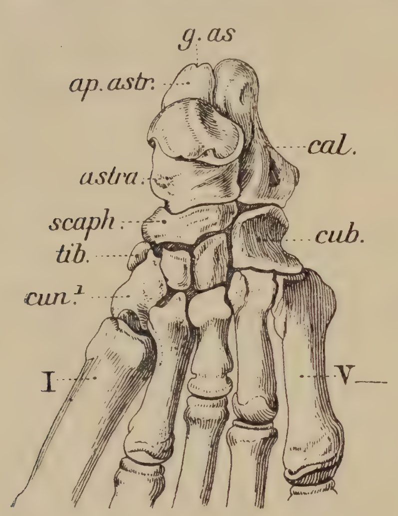


Fig. 170. — *Pied de Phoque* (Phoca vitulina) *vu par la face dorsale*, d'après G. Cuvier.

ap. astr., apophyse calcanéenne de l'astragale ; — *astra.*, astragale ; — *cal.*, calcanéum ; — *cub.*, cuboïde ; — *cun*[1]., premier cunéiforme ; — *g. as.*, gouttière astragalienne (plus marquée à la face ventrale de l'os) ; — *tib.*, os tibial ; — *scaph.*, os scaphoïde ; — I, V, premier, cinquième métatarsiens.

Le calcanéum offre une tubérosité saillante dirigée comme d'habitude d'avant en arrière, ou mieux, si l'on regarde la direction du pied, du distum vers le proximum, mais la saillie est moins forte que dans le pied des animaux à membres dressés. En revanche l'astragale émet une apophyse dirigée dans le même sens que la tubérosité calcanéenne, à laquelle elle s'accole, de façon que le talon, peu saillant, paraît constitué de deux moitiés, l'une interne astragalienne, l'autre externe calcanéenne. L'apophyse astragalienne est pourvue sur sa face plantaire d'une gouttière, dont on aperçoit l'amorce à l'extrémité de l'apophyse, dans la figure 170, mais qui est beaucoup plus marquée sur la face plantaire de l'apophyse, et dans laquelle glisse le tendon du long fléchisseur des doigts. Le membre postérieur ne sert jamais à la progression terrestre parce que les pieds ne peuvent être ramenés sous le ventre. En revanche il joue le principal rôle dans la natation comme on l'a vu plus haut.

Dans la nage le pied qui est seul *démaillotté* d'avec le tronc, et libre, agit comme propulseur, par ses mouvements de flexion et d'extension

accompagnés de torsions sur son axe longitudinal qui leur donnent le caractère hélicoïdal si important dans le jeu des rames ou des nageoires. La poulie portée par la saillie astragalienne agit comme point de réflexion pour les m. fléchisseurs du pied, et doit être comparée sous ce rapport à la poulie calcanéenne des Crocodiles. Y a-t-il en même temps une foulée de tout le membre, exécutée par la rétraction de la cuisse et de la jambe ? Cela paraît peu probable étant donné le fait que ces deux segments sont absolument accolés au tronc et enfouis sous la peau de ce dernier, mais je n'ai pu trouver d'indications à ce sujet. Les muscles de la cuisse et de la jambe doivent donc servir surtout à immobiliser ces segments, c'est-à-dire à maintenir le genou dans une position fixe, de façon à ce que le zeugopode et ensuite le pied puissent prendre sur lui un appui invariable absolument indispensable au bon rendement de l'appareil locomoteur.

Otaries. — Il suffira maintenant d'indiquer leurs différences avec les Phoques. Le membre antérieur est transformé en rame, d'une manière beaucoup plus complète que chez ces derniers. Sa longueur relative est beaucoup plus grande que chez eux puisqu'elle atteint à peu près la moitié de la longueur du tronc ; mais c'est la main surtout qui est la cause de cet allongement, elle est en effet à peu près deux fois plus longue que chacun des deux autres segments.

Sur le squelette l'humérus est court et massif. Sa tête, arrondie, plus saillante que celle des Phoques, permet des mouvements plus étendus sur l'omoplate comme l'a déjà remarqué Pettigrew. La grande mobilité du bras dans l'articulation glénoïde permet de présenter à l'eau aussi bien le plat de la paume que le tranchant de la main. Il y a une crête delto-pectorale très forte qui occupe presque toute la longueur de l'os. L'avant-bras est aplati latéralement d'une manière encore plus marquée que chez les Phoques ; il est incapable de tout mouvement de rotation sur son axe longitudinal. La main, très longue et très large a ses rayons fortement divergents à partir des métacarpiens. Elle n'est mobile qu'à l'articulation du poignet et forme dans tout le reste de son étendue une seule lame flexible, mais non pliable, comme on le voit bien sur le vivant, et comme permet déjà de le supposer le squelette. En effet, les articulations métacarpo-phalangiennes et inter-phalangiennes sont à peu près plates. Le doigt le plus long est le pouce, puis viennent les suivants dans un ordre régulièrement décroissant, si bien que le bord formé par l'extrémité des doigts dessine une courbe tout à fait analogue à celle du bord postérieur de l'extrémité d'une aile. La grande longueur des doigts est obtenue par une disposition très particulière, propre à ces

animaux ; la phalange unguéale est courte, aplatie à son extrémité distale et forme deux lobes séparés par un étranglement. Au-dessus de l'extrémité de cette phalange on observe dans la peau un ongle rudimentaire au delà duquel la phalange est prolongée par une pièce cartilagineuse qui, au pouce, sur un mâle adulte que j'ai observé, n'avait pas moins de dix centimètres de longueur sur quatre de large. Au petit doigt ce cartilage préphalangé mesurait encore trente-cinq millimètres sur quinze de large. Cette pièce cartilagineuse naît dans la pulpe du doigt et vient s'ajouter à la phalange proprement dite dont elle accroît d'autant la longueur. Il n'est pas besoin d'insister pour faire ressortir combien cette disposition, toute en faveur de l'allongement du membre et de son adaptation à la nage, s'éloigne du type terrestre primitif et de celui que nous avons observé chez le Phoque.

Lorsque l'animal est à terre la main se renverse en dehors, et il s'appuie sur sa paume, largement en contact avec le sol. Les mouvements de flexion en dedans et d'éversion de la main sont faciles et étendus. La main forme dans ces conditions un appui analogue à celui qu'on observe dans les animaux terrestres — à cela près que son axe est dirigé en dehors non en avant.

Au membre postérieur la disposition est pour ainsi dire l'inverse de ce que l'on observe chez les Phoques, en ce sens que le pied est beaucoup moins développé et moins nettement transformé en rame que chez ceux-ci, mais se rapproche davantage de la forme terrestre. Les doigts sont à peu près égaux et les trois du milieu sont pourvus de fortes griffes. L'astragale offre une poulie pour le tibia de sorte que l'articulation de la ambe avec le pied est plus solide et plus semblable à celle des animaux terrestres ; la tubérosité calcanéenne est plus saillante que chez les Phoques, mais elle n'est pas accompagnée de l'apophyse astragalienne de ces derniers. C'est que le pied sert effectivement à la marche sur le sol. En effet la colonne vertébrale peut se courber en dessous, de manière que la jambe au lieu d'être horizontale devient verticale, et que le pied s'appuie sur le sol par sa plante. Mais l'axe du pied est dirigé latéralement, comme d'ailleurs celui de la main, lorsque l'animal s'appuie à terre, sur ses deux paires de membres. Il en résulte que la progression ne peut s'effectuer comme chez les animaux marcheurs dont tous les segments de chaque membre sont dans un plan parasagittal, par le déploiement successif et harmonieux des angles intersegmentaires qui assure une marche souple et régulière, mais qu'elle s'exécute par l'ouverture brusque et simultanée de l'angle cubital et de l'angle pédieux qui produisent un saut ressemblant à une sorte de galop lourd et raccourci. Rien n'est plus propre que l'observation de la marche des Otaries à faire comprendre

la nécessité pour une marche aisée, et par suite capable d'être longtemps soutenue, de la direction antéro-postérieure de l'axe des autopodes.

Les puissants muscles de la cuisse et le biceps qui s'étend jusqu'au distum péronéal ont ici surtout pour fonction, de maintenir fixe le genou qui tendrait à être relevé, au moment de l'ouverture de l'angle pédieux, s'il n'était fixé par eux. C'est ainsi qu'agissent les muscles superficiels : couturier, droit antérieur, grand et moyen fessiers, aussi bien que les muscles profonds : petit fessier, obturateurs et jumeaux, pyramidal, carré crural. Tous ces muscles rayonnent autour du genou comme des puissances égales et opposées qui le maintiennent en place, en même temps que les adducteurs résistent plus énergiquement à la poussée tendant à relever le genou. En même temps le vaste biceps, quadrilatère, étendu de la ligne sacrée et des apophyses caudales à toute la longueur du péroné aidé en outre par le semi-membraneux, empêchent tout écartement de la jambe de l'axe du tronc (voy. fig. de MURIE dans BRONN, pp. 850-851).

En résumé les Pinnipèdes sont des animaux dont les membres sont adaptés à la fois à la marche terrestre et à la natation. Cette adaptation ne se fait pas dans une direction unique et avec des étapes successives réalisées dans les divers types encore existants, mais dans deux directions divergentes : celle des Phoques et celle des Otaries, qui présentent entre eux une sorte d'opposition. Le membre antérieur est construit sur le modèle de celui des Carnivores ; seul son autopode s'allonge et s'élargit, plus particulièrement chez les Otaries. Les segments s'aplatissent latéralement (absence de pronation, aplatissement latéral du zeugopode et de la main, inclinaison cubitale de cette dernière), de façon qu'ils se présentent à l'eau, dans la progression, par une tranche mince, ne donnant pas lieu à des frottements nuisibles. Chez les Phoques la rame antérieure ne paraît guère avoir dans la natation rapide qu'un rôle passif pour qui son aplatissement latéral suffit. Chez les Otaries elle est au contraire le moteur principal, d'où son développement plus grand et surtout celui de la main, avec l'allongement singulier des doigts et leur écartement .Dans les deux cas la rame est formée simplement par les deux derniers segments du membre, le précédent étant enfoui sous la peau et non visible extérieurement, comme il l'est chez les Carnivores, mais il est cependant beaucoup plus mobile sur la cavité glénoïde que chez ces derniers, et le membre antérieur des Pinnipèdes, surtout celui des Otaries, se comporte de deux manières différentes suivant la fonction. Lorsqu'il sert d'appui sur le sol les trois premiers éléments : omoplate, humérus, zeugopode, sont situés dans le plan parasagittal et

fonctionnent comme ceux des Carnivores en formant un tout dont les diverses parties sont solidaires, avec les angles zono-stylique et stylo-zeugopodique agissant absolument à la manière ordinaire. Dans la nage au contraire ces éléments se désolidarisent : l'omoplate se fixe et l'humérus, entraînant le reste du membre qui se raidit sur lui en une rame continue, joue sur la cavité glénoïde avec une grande facilité, exécutant des écarts latéraux inconnus au bras des Carnivores.

Il faut noter encore à propos des membres antérieurs, leur insertion plus antérieure chez les Phoques, plus reculée chez les Otaries, ce qui entraîne chez ces derniers un rapprochement plus marqué de leur moteur vers le centre de gravité. Il y a là une condition d'équilibration très importante, réalisée par la différence d'accroissement des parties et qui ne doit pas être négligée lorsqu'on veut faire une comparaison serrée des deux formes. Pour le membre postérieur il faut remarquer que, contrairement à ce que l'on observe chez les animaux nageurs (Cétacés, Siréniens, Reptiles nageurs, Poissons), il est fort développé et ne présente pas le moindre caractère de régression. Cela surprend tout d'abord, particulièrement chez les Phoques où il ne remplit plus le rôle d'appui dans la locomotion terrestre, mais il faut remarquer que la locomotion aquatique lui étant réservée chez ces animaux, il était bien difficile de le réduire et que, construit et orienté comme il est, il fournit un point d'appui solide aux palettes natatoires ce qui explique bien le développement de ses deux premiers segments, alors même qu'ils ne sont plus utilisés comme ils le sont dans les Mammifères terrestres.

Article III. — Mammifères pisciformes

L'adaptation de la queue à la nage et la disparition des membres postérieurs donnent aux Siréniens et aux Cétacés un si grand nombre de traits communs qu'il est préférable de les réunir ici, tout en sachant bien qu'ils appartiennent à des souches différentes et qu'ils doivent être séparés dans les cadres zoologiques.

Les Siréniens, plus petits et moins complètement adaptés à la vie aquatique, peuvent se traîner sur les bas-fonds à l'aide de leurs membres antérieurs, pourvus d'une charnière stylo-zeugopodique, et susceptibles par conséquent de les soulever pour une marche rampante. Les Cétacés actuels, exclusivement aquatiques, ne peuvent venir à terre et s'ils sont jetés par le flot sur la grève, ils ne tardent pas à mourir, sans doute écrasés par leur poids qui s'oppose aux mouvements de la respiration. Leur membre antérieur transformé en nageoire ne présente plus

de charnière au coude et forme une rame inarticulée sauf à l'épaule. Cependant le prédécesseur des Cétacés actuels, l'*Archaeocetus* du Tertiaire d'Égypte, avait un membre antérieur avec charnière mobile au coude comme les Siréniens.

Siréniens. — Le membre antérieur rappelle un peu celui des Phoques, omoplate avec épine et fosses sus-et sous-épineuses, pas de clavicule, humérus court, se présentant à la cavité glénoïde par sa face dorsale pourvue d'une tête articulaire arrondie et se dirigeant en arrière, de manière à former un angle zono-stylopodique analogue à celui des animaux à membres dressés et fonctionnant certainement comme lui, à la manière d'une articulation à ressort, lorsque ces êtres s'appuient sur les fonds. Avant-bras très court, dont les deux os, placés l'un en avant de l'autre, sont contenus dans un plan parasagittal, comme chez les Phoques, mais sont soudés entre eux à leurs deux extrémités de manière à former un tout encore plus rigide que chez ceux-ci où, si la pronation et la supination sont impossibles, de légers mouvements peuvent encore s'effectuer entre les deux os. La main, du type pentadactyle, n'est pas allongée en nageoire, mais plutôt un peu élargie par l'écartement du cinquième rayon qui forme avec les précédents un angle assez ouvert; le premier rayon au contraire, court et réduit à son métacarpien, est presque accolé au second.

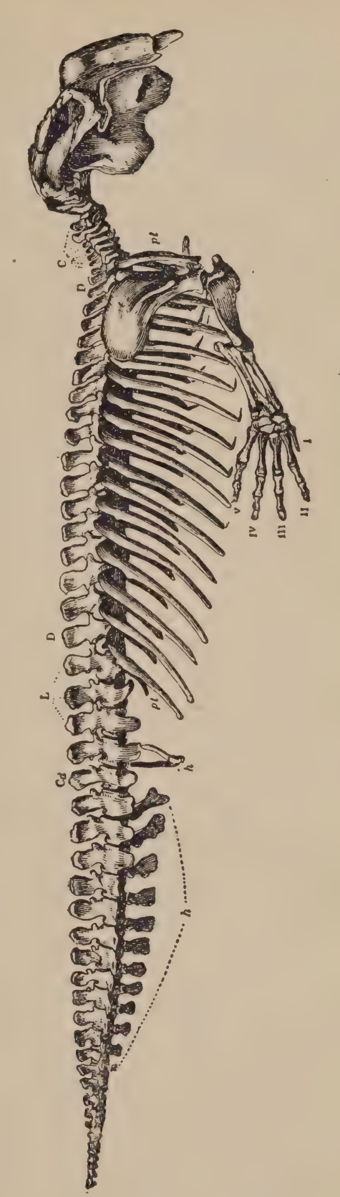


Fig. 171. — *Halicore Dugong*, d'après Owen, emprunté à Zittel.

C., vertèbres cervicales ; — *Cd.*, vertèbres caudales ; — *D.*, vertèbres dorsales ; — *h.*, hemapophyses ; — *L.*, vertèbres lombaires ; — *pl.*, côtes.

Le carpe est réduit, le pisiforme manquant à la première rangée (*Manatus*) ou bien étant fusionné avec le pyramidal en même temps que le scaphoïde et l'intermédiaire sont soudés, chez *Halicore*. A la seconde rangée les cinq carpiens sont con-

fondus chez les animaux âgés. Le Ve métacarpien s'articule à la fois avec la première et avec la seconde rangée du carpe. Les doigts, courts, ne présentent point d'hyperphalangie. Dans quelques doigts (le plus souvent le moyen), la phalange terminale porte encore chez *Manatus* un ongle court, arrondi, saillant sur la peau, mais les variations à ce sujet sont très grandes et il n'y a jamais d'ongles visibles chez *Halicore*.

Les doigts sont généralement un peu repliés du côté palmaire, c'est-à-dire en dedans, vu l'orientation de la main. Il semble donc que lorsqu'ils s'appuient sur le sol, ces animaux doivent le faire par le dos de leurs phalanges. La main continuant le zeugopode ne forme avec lui qu'un segment pour ainsi dire, il ne parait pas y avoir de flexion zeugo-carpienne.

Bassin et membre postérieur. — Le bassin est très réduit chez les Siréniens actuels et le membre postérieur manque complètement.

Le bassin est représenté par deux os placés, l'un à droite, l'autre à gauche dans la région lombo-sacrée, et qui, appendus à l'extrémité de l'apophyse transversale de la vertèbre sacrée unique, descendent plus ou moins verticalement vers la paroi ventrale dans laquelle leurs extrémités inférieures restent toujours séparées l'une de l'autre sans former de symphyse. KRAUS, qui a dirigé son attention sur ce point (resté assez obscur dans beaucoup de descriptions), rapporte que l'écartement des deux os, était chez un jeune *Halicore* de 9-10 centimètres environ, chez une vieille femelle de la même espèce, de 16 centimètres.

La forme de l'os pelvien est un peu différente dans les deux genres actuels, elle varie du reste énormément non seulement d'un individu à un autre ou dans les deux sexes, mais encore dans un même individu dont les deux moitiés du bassin sont rarement pareilles. Ces variations s'observent aussi bien chez les fossiles, d'après les descriptions d'O. ABEL que dans les espèces vivantes.

Chez le Dugong (*Halicore*) l'os pelvien est formé de deux os distincts, en forme de baguettes, placés dans le prolongement l'un de l'autre et qui s'unissent bientôt par une suture dont la place est indiquée, sur les vieux animaux, par une crête annulaire plus ou moins saillante faisant le tour de l'os, et au niveau de laquelle on a trouvé un reste d'acétabulum (fig. 173, 5 et 6). Cet os se dirige de haut en bas et en dedans, en même temps qu'un peu en arrière, il est moins vertical que chez *Manatus*.

Chez ce dernier, l'os, toujours unique, est plus ou moins quadrilatère avec son angle supérieur allongé en manière de pédicule qui le rattache à la vertèbre sacrée, et que l'on compare à cause de cela à l'ilion. On lui distingue en outre (fig. 172, A) un bord antérieur aboutissant à un

angle antéro-inférieur qui répondrait pour Kraus au rameau horizontal du pubis (sans la symphyse bien entendu), un côté antéro-inférieur comparable à la branche descendante du pubis et se continuant au niveau de l'angle inférieur dans un bord remontant vers l'angle postérieur et qui représenterait la branche ascendante de l'ischion. Le corps caverneux s'attache à l'angle antéro-inférieur, le muscle ischio-caverneux, très développé, s'étend de l'angle inférieur à l'angle postérieur. On trouve souvent sur le pédicule, et très près de son sommet attaché à la

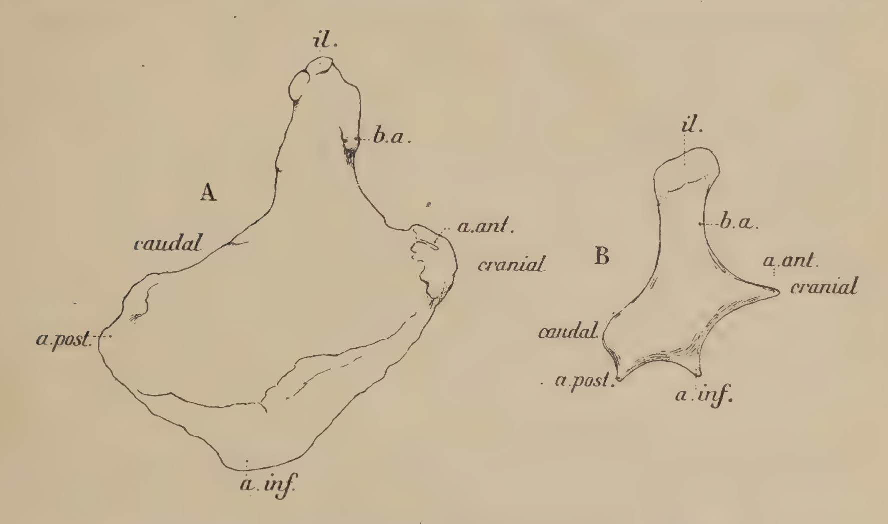


Fig. 172. — *Moitiés gauches de Bassins de Lamantin de Surinam, vues par la face interne, pour montrer la variabilité de cet organe*, d'après Kraus.

A, bassin d'un mâle long de 243 cent. ; — B, bassin d'une femelle long de 246 cent.
a. ant., angle antérieur ; — *a. inf.*, angle inférieur ; — *a. post*, angle postérieur ; — *b. a.*, bord antérieur ; — *il.*, ilion.

vertèbre sacrée, une petite fossette arrondie représentant sans doute l'acétabulum. Dans un cas même, chez *Manatus latirostris*, il y avait, attaché à cette fossette, un rudiment de fémur (O. Abel).

On a vu comment Kraus retrouve dans le bassin des *Manatus* les trois os ordinaires du pelvis, soudés et confondus en une pièce unique par suite de la disparition constante du trou obturateur et celle, presque habituelle de l'acétabulum. O. Abel interprète un peu autrement les choses. Considérant avant tout la forme extérieure, il a réuni une série de bassins de Siréniens, à partir d'*Eotherium ægyptiacum* de l'Éocène moyen, et qui semblent bien représenter la marche de la réduction subie par cet organe depuis la forme primitive d'où descendent ces animaux. Cette série est représentée dans la figure 173. Elle com-

mence par *Eotherium ægyptiacum*, dont le bassin présente une forme très voisine de celui des Ongulés, c'est-à-dire possède un ilion avec une crête latérale s'avançant jusqu'au-dessus de l'acétabulum où elle se termine par une fossette pour le m. droit antérieur, un acétabulum grand et profond avec incisure cotyloïdienne, un trou obturateur entièrement circonscrit par de l'os et dont la bordure osseuse antéro-inférieure est seulement un peu étroite. A cette forme succède celle d'*Eosiren libyca*, de l'Éocène supérieur, dont le bassin est déjà beaucoup plus réduit: pas de crête latérale distincte, l'acétabulum est moins développé, le

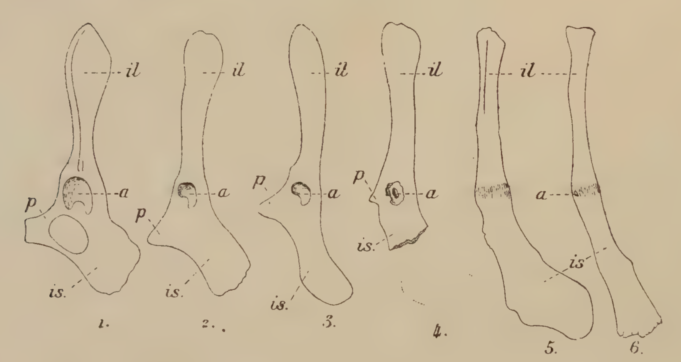


FIG. 173. — *Bassins de Siréniens*, d'après O. ABEL.
1, Eotherium aegyptiacum ; — 2, Eosiren lybica ; — 3, Halitherium Schinzi ; — 4, Metaxytherium Petersi ; — 5, Halicore Dugong ; — 6, Halicore tabernaculi.
a., acétabulum ; — *il.*, ilion ; - *is.*, ischion ; --- *p.*, pubis.

trou obturateur n'existe plus, le pubis est beaucoup moins fort que dans le cas précédent. Vient ensuite *Halitherium Schinzi*, de l'Oligocène moyen, dont le bassin est encore plus réduit ; l'acétabulum est très régressé, bien que l'incisure persiste toujours, mais le pourtour de la cavité cotyloïde est contourné et irrégulier. Le pubis est encore plus court, l'ischion plus épais et plus massif que chez *Eosiren*. Le fémur, rudimentaire, est un os long, pointu à son extrémité distale, et qui ne s'articule pas avec toute la cavité acétabulaire, mais seulement avec une petite fossette centrale. *Metaxytherium Petersi*, du Miocène moyen, qui vient ensuite, offre un os pelvien très variable dans les diverses espèces du genre, mais cependant avec pubis plus réduit que chez *Halitherium* et représenté seulement par une petite pointe, acétabulum à contour irrégulier et à incisure très rudimentaire, ischion encore plus massif que chez le précédent. *Halicore dugong*, actuel, a perdu complètement son pubis et son acétabulum. La constitution de l'os par deux segments osseux consécutifs, d'abord distincts, est encore visible par la

crête annulaire indiquée plus haut. *Halicore tabernaculi*, récent, se distingue du précédent par un ischion plus allongé, en baguette. Le genre *Manatus* forme pour O. ABEL un cas particulier ne rentrant pas dans la série précédente, parce que non seulement le pubis est perdu, mais aussi l'ilion dont on ne voit que de faibles restes à la partie proximale de l'os, très près de l'apophyse transverse à laquelle il s'attache. De plus la partie inférieure est représentée par l'ischion seul, beaucoup plus développé que dans la série précédente.

La série proposée par ABEL est à première vue très séduisante, mais à la réflexion les objections ne manquent pas. D'abord le bassin d'*Eotherium* est représenté, comme les autres, en position verticale, tandis que, s'il est vraiment constitué comme celui d'un Ongulé, il devait être excessivement oblique, à 45° au minimum, ce qui change beaucoup les conditions, car s'il avait cette inclinaison et la même constitution, les mêmes rapports musculaires que celui des Ongulés, il ne pourrait plus s'accorder avec le reste du squelette d'un Sirénien. En effet chez ces derniers la région sacrée est très courte (une seule vertèbre), les os en chevrons commencent dès la seconde vertèbre caudale ; avec la longueur de l'ilion et l'inclinaison de l'os une grande partie du bassin, toute la partie postacétabulaire peut-être, se trouverait au niveau ou au-dessous du premier chevron caudal, les orifices naturels auraient ainsi un recul beaucoup plus grand que d'habitude et les organes qui y aboutissent seraient singulièrement gênés par les muscles de la queue. Il faut remarquer en outre que le trou obturateur est relativement petit, que l'ischion a déjà une largeur anormale, enfin que le pubis ne paraît pas du tout s'infléchir en dedans pour former une symphyse de sorte que l'on peut déjà se demander si la comparaison du bassin d'*Eotherium* avec celui d'un Ongulé est parfaitement justifiée, et si l'on a pas tout simplement à faire à une de ces formes aberrantes d'os pelviens que KRAUS a montrés si différents les uns des autres dans le seul genre *Manatus*. Il y a en effet, autant de différence entre le bassin (A) du mâle et celui (B) d'une femelle de même taille, représentés ici d'après cet auteur, (fig. 172), qu'entre ceux d'*Eosiren* et de Dugong, par exemple.

D'ailleurs la comparaison qui sera faite ultérieurement, d'après ABEL, entre le bassin des Cétacés et celui des Siréniens, montrera mieux encore les objections que soulèvent les interprétations de cet auteur.

Cétacés. — *Membre antérieur.* — L'omoplate des Cétacés a la forme que l'on a vu plus haut. Elle ne s'articule jamais avec une clavicule, et elle est placée latéralement comme celle des Mammifères coureurs, la cavité glénoïde regardant absolument en bas, ou bien en bas et en arrière,

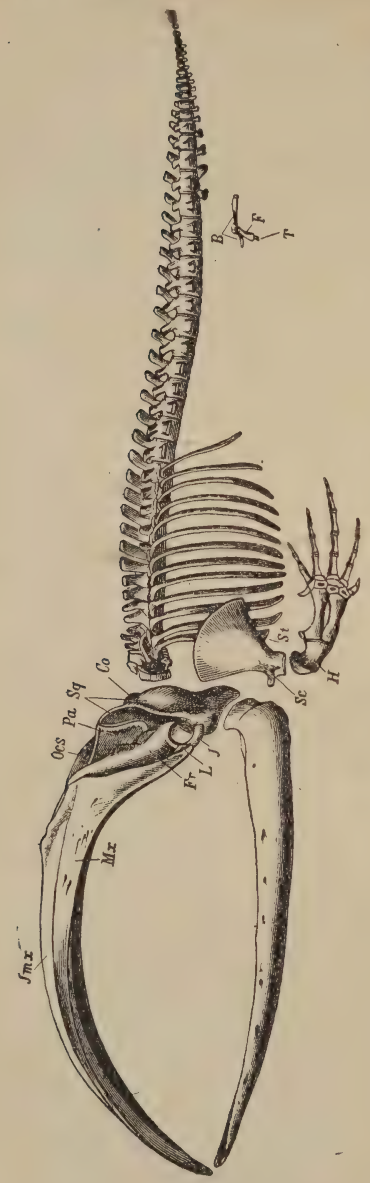


Fig. 174. — *Balaena mysticetus*, d'après Claus, emprunté à Zittel.

B., bassin ; — *Co.*, condyle occipital; — *F.*, fémur ; — *Fr.*, frontal ; — *H.*, humérus ; — *Jmx.*, intermaxillaire; — *J*, jugal; — *L.*, lacrymal; — *Mx.*, maxillaire supérieur ; — *Oc. s.*, occipital supérieur; — *Pa.*, pariétal; — *Sc.*, scapulum; — *Sq.*, squamosal; — *St.*, sternum; — *T.*, tibia.

suivant la position du membre. Ce dernier présente en effet deux orientations bien différentes : tantôt il est dirigé de haut en bas, et contenu avec l'omoplate dans un plan parasagittal, tantôt il se porte de dedans en dehors dans un plan horizontal. La première position s'observe chez les Baleines (fig. 174), Baleinoptères, etc., la seconde chez les Dauphins (fig. 175) (Le Damany).

Dans les deux cas d'ailleurs le squelette du membre offre un même caractère fondamental commun, celui d'avoir ses différents segments reliés entre eux d'une manière très serrée, par des articulations permettant des mouvements à peine aussi étendus que ceux effectués par les différents osselets du carpe des Mammifères ordinaires les uns sur les autres. Seule l'articulation scapulo-humérale est très mobile et comporte des mouvements d'une amplitude très grande. En dehors d'elle ni le coude, ni le poignet ne sont mobiles. L'humérus est court, son distum est aplati dans le même plan que le membre lui-même, et se termine par deux facettes planes, disposées en V l'une sur l'autre, dont l'antérieure est destinée à la tête du radius, la postérieure à celle du cubitus. Les deux os du zeugopode sont donc ainsi emboîtés sur l'humérus par une articulation en coin qui ne permet aucun mouvement dans les sens habituels de la flexion ou de l'extension, mais qui admet peut-être une légère déviation dans le sens perpendiculaire à celles-ci, de façon à donner de la souplesse à l'ensemble de la rame. Les deux os du zeugopode sont aplatis sur toute leur longueur. Le radius est plus large ; le cubitus, plus étroit, offre un prolongement olécranien qui embrasse

la facette correspondante de l'humérus sans faire de saillie en arrière de cette dernière et qui se dirige plutôt du côté caudal. L'extrémité distale du zeugopode est généralement élargie, elle s'articule avec le carpe par de larges facettes planes souvent disposées en V et qui ne permettent point de flexion de la main. Les deux os du zeugopode sont séparés l'un de l'autre par un espace interosseux ovalaire chez les Mysticètes ; chez les Dauphins ils sont étroitement accolés par leurs bords en regard, ce qui, joint au rapprochement serré des os du carpe,

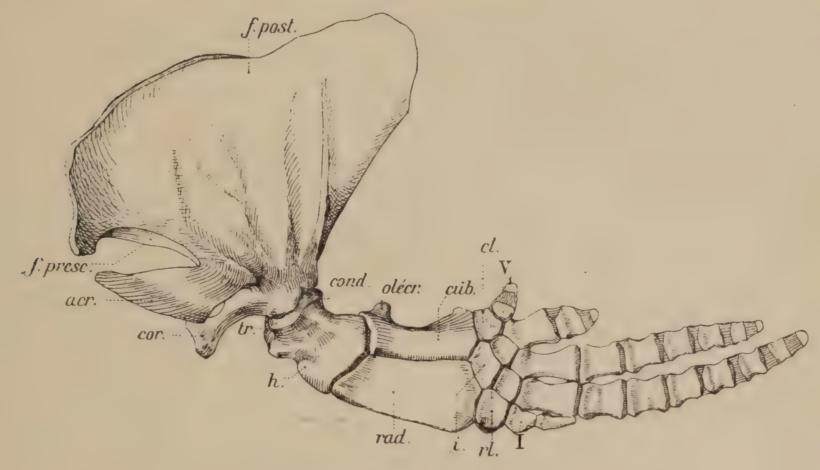


FIG. 175. — *Scapulum et nageoire de Dauphin*, (Tursiops tursio).

acr., acromion ; — *cl.*, cubital ; — *cond.*, condyle ; — *cor.*, coracoïde ; — *cub.*, cubitus ; — *f. presc.*, fosse préscapulaire ; — *f. post.*, fosse postscap ; — *h.*, humérus ; — *i.*, intermédiaire ; — *olécr.*, olécrane ; — *rad.*, radius ; — *rl.*, radial ; — *tr.*, trochanter ; — I, V, premier, cinquième métacarpiens.

donne à l'ensemble du squelette de la nageoire une rigidité bien plus grande que chez les Baleines où ces caractères ne se rencontrent pas.

Le carpe a une constitution très variable et il est parfois très difficile d'homologuer les os qui le constituent. Il semble cependant avoir conservé dans certains cas une structure très généralisée et voisine de la forme primitive. Ainsi, chez *Mesoplodon bidens*, TURNER remarque que les pièces carpiennes sont séparées les unes des autres par de faibles lames de cartilage, creusées même, en certains points, de petites synoviales, au lieu d'être enfoncées à distance les unes des autres dans une lame cartilagineuse très étendue, relativement à elles, comme dans les Baleines. Elles sont au nombre de 8 : à la première rangée un radial, un intermédiaire qui s'enfonce en coin entre le radius et le cubitus comme dans les types inférieurs (Urodèles, *Chelhydra*, *Sauranodon*), un cubital

et en dehors de lui un pisiforme fortement enveloppé de cartilage. Entre les deux rangées un petit central placé entre l'intermédiaire, le radial et le premier carpien, et qui n'est d'ailleurs visible que sur la face ventrale. La seconde rangée comprend un premier carpien pour le pouce, une pièce unique (carpien 2 + 3) pour les deux rayons suivants, et enfin une autre pièce (carpien 4 + 5), pour les deux derniers rayons. Dans cette main le prolongement interzeugopodique de l'intermédiaire, la présence d'un central et le mode d'articulation des pièces entre elles se rapprochent du type primitif, tandis que les fusions rencontrées dans la seconde rangée s'en éloignent. Chez *Hyperoodon* TURNER signale une première rangée assez semblable à celle de *Mesoplodon*, pas de central, mais en revanche les cinq carpiens de la seconde rangée sont distincts et séparés, cas unique parmi les Mammifères.

Chez les autres Cétacés le nombre des pièces carpiennes est plus faible. Chez les Baleines vraies le carpe, large, est formé d'une plaque de cartilage divisée en un certain nombre de parties correspondant aux pièces carpiennes et réunies entre elles par du tissu fibro-cartilagineux, renfermant parfois de petites synoviales. Un point d'ossification apparaît d'habitude au centre de ces différents cartilages et s'accroît très lentement, n'atteignant leur surface qu'à la maturité de l'animal. Il y a ordinairement trois ossifications distinctes dans le carpe des animaux adultes, mais il peut y en avoir davantage, Le carpe possède aussi du côté ulnaire une saillie répondant au pisiforme.

Chez les Dauphins les os du carpe sont plus serrés les uns contre les autres et forment une mosaïque, dont les fragments, séparés les uns des autres par des faces planes, sont unis entre eux par du fibro-cartilage. On trouve une première rangée de trois pièces répondant aux radial, intermédiaire et cubital. La seconde rangée n'est représentée que par deux os indéterminés jusqu'ici, mais qui répondent vraisemblablement aux pièces moyennes de cette rangée (trapézoïde et grand os), car le premier et le dernier doigt s'articulent directement avec des os de la première rangée. La détermination des pièces du carpe chez les Cétacés est soumise à de très grandes difficultés non seulement à cause de leurs dispositions diverses suivant les genres, mais encore à cause des variations individuelles observées dans une même espèce, et de ce que, parfois, dans un même individu les carpes des deux côtés ne se ressemblent ni dans leur arrangement, ni dans le nombre de leurs pièces (FLOWER).

La main des Cétacés appartient au type pentadactyle, mais les deux doigts extrêmes peuvent être excessivement réduits et paraître manquer. Dans les doigts restants le nombre des phalanges est toujours augmenté, même lorsque la main est du type court et large comme chez les Baleines

et chez certains Odontocètes. En effet dans les Baleines le nombre des phalanges est, du 1er au 5e doigt : 0, 3, 4, 3, 2 ; chez le Dauphin du Gange, *Platanista* : 2, 5, 4, 4, 4, chiffres qui peuvent servir de type pour les doigts courts, tandis que les doigts allongés comptent chez *Megaptera boops* 2, 7, 6, 3 phalanges (Struthers), pour les 4 premiers doigts, et chez le Dauphin commun : 1, 7, 5, 2, 1 ; chez *Globiocephalus melas* 3, 13, 8, 2, 0. Il faut ajouter que l'extrémité des doigts restant longtemps cartilagineuse et les phalanges étant séparés les unes des autres par des bandes épaisses de fibro-cartilage, il ne manque pas de raisons pour que, sur les squelettes préparés, une ou plusieurs phalanges soient perdues. Chez les Odontocètes la main revêt deux formes bien différentes et présente tantôt un type court et large, en palette (*Monodon*, *Beluga*, etc.) à doigts relativement courts et écartés les uns des autres surtout du côté ulnaire, tantôt le type falciforme avec les doigts très allongés, serrés les uns contre les autres, les deuxième et troisième prédominant *(Delphinus.)*

Quelle que soit la forme de la main les phalanges sont toujours coupées carrément à leurs extrémités qui se continuent avec le fibro-cartilage interposé entre elles de telle façon que tout mouvement de flexion des unes sur les autres leur est interdit, mais la lame osseuse de la main possède une souplesse et une flexibilité relatives.

Leboucq a fait remarquer que chez les embryons le nombre des phalanges est plus élevé que chez les adultes, par suite de fusions s'opérant secondairement entre diverses phalanges, si bien que les ancêtres immédiats des Cétacés actuels devaient avoir une main encore plus éloignée, par le nombre de ses phalanges, de la main typique des Mammifères, que celle des Cétacés actuels.

L'orientation du membre se reconnaît à l'inspection de l'humérus. Dans les types à membres parasagittaux le condyle articulaire de l'humérus est situé sur le bord caudal de l'os, c'est-à-dire au-dessus du bord cubital du membre et la tubérosité trochantérienne est placée sur le bord cranial. Ce condyle est d'ailleurs fort saillant et empiète largement sur la face externe et sur la face interne du membre, de façon à permettre des mouvements étendus dans divers sens. Il est situé en somme comme chez les Mammifères coureurs, mais le distum huméral est disposé tout autrement, et au lieu de former une charnière transversale pour le coude, c'est-à-dire d'être aplati d'avant en arrière, il est aplati latéralement de dehors en dedans et s'étale dans le plan parasagittal comme la tête du zeugopode avec qui il s'articule.

Dans les types à membre horizontal comme le Dauphin vulgaire le condyle huméral est tout autrement placé. Il est situé sur la face externe de l'humérus sur laquelle il fait saillie, tandis que le trochanter, massif,

est reporté sur la face opposée. Le bras se présente donc différemment dans les deux cas à la cavité glénoïde qui, elle-même, est orientée un peu diversement. Dans le type parasagittal, le membre ayant son condyle sur son bord caudal, la cavité glénoïde regarde en bas et un peu en arrière ; l'omoplate forme avec le membre un angle plus ou moins aigu dans la position moyenne de la nageoire et cet angle est contenu dans le plan parasagittal. Dans le type horizontal le membre se présente par sa face externe (ou dorsale primitivement) à la cavité glénoïde ouverte directement en bas ; l'angle formé par l'axe de l'omoplate et celui de la nageoire n'est plus dans un plan parasagittal, mais dans un plan transversal. Considéré isolément le membre se rapporte assez bien au modèle archétype dans lequel les divers segments sont tous dans le même plan et où aucun ploiement angulaire ne les déplace les uns sur les autres. Mais l'articulation qu'il offre avec l'omoplate n'a point gardé la position primitive, car la cavité glénoïde n'est point une fossette latérale de la ceinture sur laquelle viendrait s'implanter le membre plus ou moins perpendiculairement. C'est une fossette ventrale présentant le caractère essentiel de cette articulation chez les Mammifères.

Bassin et membre postérieur. — Le membre postérieur des Cétacés, pas plus que celui des Siréniens, n'est jamais visible à l'extérieur, en dehors d'une très courte période embryonnaire pendant laquelle il se montre comme un bourgeon court de chaque côté de la région cloacale. A l'état achevé il consiste uniquement en des rudiments squelettiques plus ou moins reconnaissables, qui restent enfouis sous les muscles et les aponévroses, ou même il fait entièrement défaut.

Le bassin est représenté par deux os pelviens indépendants l'un de l'autre et de la colonne vertébrale, placés horizontalement et d'avant en arrière, sur les côtés de l'orifice uro-génital et plus ou moins compliqués suivant les espèces.

Chez les Baleinoptères, l'os pelvien est une pièce arquée présentant trois parties nommées par J. Struthers le bec, le corps et le promontoire (fig. 177). Le bec est formé par l'extrémité antérieure de l'arc, le corps par son extrémité caudale, le promontoire par une saillie latérale placée entre les deux. Le bec est plus long que le corps et le promontoire est plus ou moins saillant suivant les genres. *Chez Balaenoptera borealis* (voy. fig. 177), ce dernier s'atténue tout à fait, et les deux extrémités aussi, de sorte que l'os pelvien arrive à former un simple arceau latéral qui conduit au bassin des Dauphins, encore plus réduit. L'os pelvien est placé dans le pourtour de l'orifice urogénital au sein d'une aponévrose qui forme les parois de la fosse pelvienne renfermant la terminaison des

voies génitales. Cette aponévrose se continue elle-même en avant dans une bande fibreuse arquée ; le ligament prépelvien (Struthers, fig. 176), qui fait partie de la paroi antérieure de la fosse, et en arrière dans un ligament postérieur, le grand ligament interpelvien, beaucoup plus épais et dans lequel on peut distinguer deux parties : l'une latérale, arquée, qui se continue à la fois dans les racines du pénis et dans la seconde portion, médiane, ou grand ligament transverse, forte bande fibreuse transversale qui donne au ligament postérieur sa grande solidité.

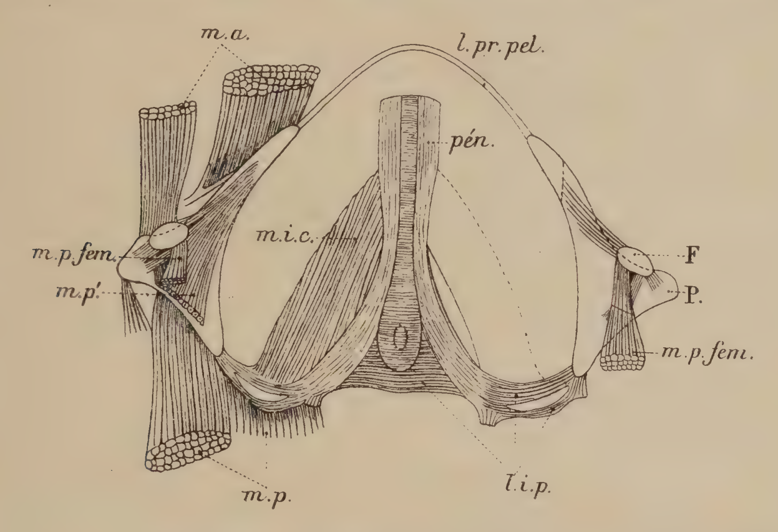


Fig. 176. — *Région pelvienne de Balænoptera musculus, vue par la face ventrale,* d'après Struthers.

F., fémur ; — *l. i. p.*, ligament inter-pelvien ; — *l. pr. pel.*, ligament pré-pelvien ; — *m. a.*, muscles antérieurs ; — *m. i. c.*, muscles ischio-caverneux ; — *m. p.*, *m. p'*, muscles postérieurs du pelvis attachés à sa face ventrale et à son bec ; — *m. p. fém.*, muscles postérieurs du fémur ; — *P.*, os pelvien ; — *pén.*, pénis.

Les extrémités craniale et caudale de l'os pelvien d'un côté sont reliées par ces deux ligaments aux extrémités correspondantes de l'autre côté. En arrière du grand ligament postérieur se trouve la fosse rectale dans laquelle est logée laterminaison de l'intestin.

Les deux extrémités de l'os sont revêtues de cartilage de même que l'extrémité du promontoire, mais ce dernier cartilage mérite une mention particulière parce qu'il répond au cartilage articulaire ou acétabulum. Dans l'angle formé par le promontoire et le bec se trouve un nodule cartilagineux ovoïde qui est rattaché à ces deux parties de l'os par deux ligaments : l'un antérieur allant se fixer au bec, l'autre postérieur allant au promontoire. Ce noyau cartilagineux représente vraisemblablement le reste du fémur, si l'on en juge par ce que l'on observe chez

les Baleines où les rudiments du membre postérieur sont beaucoup plus faciles à interpréter. Mais il a subi une bien plus grande régression que chez les Baleines comme le montrent sa constitution purement cartilagineuse (il n'a qu'exceptionnellement un petit point central d'ossification), et le fait qu'il n'est point en rapport avec une cavité acétabulaire vraie.

Chez les Baleines l'os pelvien diffère assez de celui des Baleinoptères.

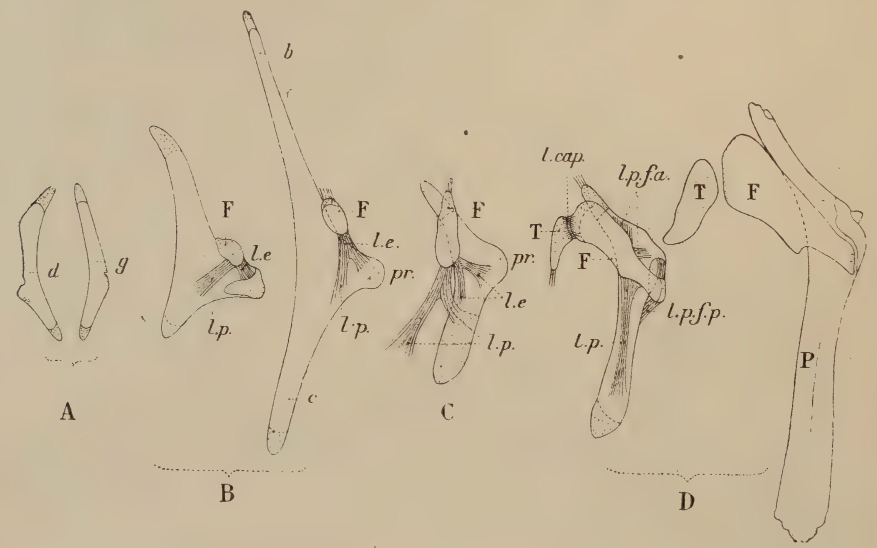


Fig. 177. — *Bassins et membres postérieurs de divers Mysticètes*, d'après Struthers.

A, Balaenoptera borealis ; — B, Balaenoptera musculus ; — C, Megaptera longimana. — D, Balaena mysticetus.

F., fémur ; — *P.*, pelvis ; — *T.*, tibia ; — *b.*, bec ; — *c.*, corps ; — *d.*, *g.*, les deux moitiés du bassin de Balaenoptera borealis ; — *l. cap.*, ligament capsulaire fémoro-tibial ; — *l. e.*, ligament externe ; — *l. p.*, ligament postérieur ; — *l. p. f. a.*, ligament pelvi-fémoro-antérieur ; — *l. p. f. p.*, ligament pelvi-fémoro-postérieur ; — *pr.*, promontoire.

Sa partie antérieure ou bec est beaucoup plus courte et forme avec le corps un angle bien marqué au lieu de se continuer doucement avec lui par une courbe. Cet angle, qui varie d'ailleurs de 90° à 150°, fait que le bec est beaucoup plus transversal que dans le cas précédent ; néanmoins il ne s'approche jamais de celui du côté opposé pour former avec lui une symphyse et les deux os restent toujours largement séparés. Le corps de l'os est beaucoup plus développé que chez les Baleinoptères, il est long et assez large et c'est lui qui soutient la plus grande partie de l'orifice urogénital. Le promontoire porte une petite cavité acétabulaire située tout à fait près de son sommet et qui est rarement effacée. Le rudiment de membre est représenté par un fémur et un tibia. Le fémur

possède une tête cartilagineuse arrondie, terminale — qui paraît faite pour rouler dans la cavité acétabulaire, mais qui en est toujours séparée comme à la suite d'une luxation — un distum mousse, également cartilagineux, un corps osseux présentant sur son bord caudal une petite saillie ou trochanter (fig. 176, D). Sur le distum fémoral s'articule une petite pièce, le plus souvent cartilagineuse, disposée sur le fémur à angle droit et qui représente la tête du tibia. Que ces pièces répondent bien aux os auxquels elles sont comparées est absolument indubitable et aucun de ceux qui les ont observées sur le frais (P. J. van Beneden, Struthers) n'en ont douté, en voyant les cavités synoviales qui les relient entre elles et à la hanche. Il est impossible de se méprendre. Mais ce rudiment de membre occupe une position singulière. Il est horizontal, comme le membre postérieur rampant, mais avec le genou tourné en dedans, c'est-à-dire à 180° de la position qu'il occupe dans ce cas. Cette orientation, unique parmi les espèces connues, est certainement le résultat d'une luxation, comme l'indique déjà la sortie la tête fémorale en dehors de l'acétabulum, alors cependant que ces deux parties ont dû se produire simultanément au cours de l'ontogénèse par la même fente séparant la tige fémorale du cartilage pelvien jusqu'alors continu avec elle.

Toutes ces pièces squelettiques subissent d'ailleurs, comme on l'a déjà vu à propos des Siréniens, des variations considérables, non seulement spécifiques et individuelles, mais même dans les deux moitiés d'un individu.

Homologies du bassin des Pisciformes. — Nous avons suivi pour décrire le bassin des Cétacés la nomenclature de J. Struthers, parce qu'elle est très commode et qu'elle a l'avantage de ne rien préjuger sur les comparaisons que l'on peut en faire avec le bassin des autres Mammifères; mais tout le monde ne s'est pas tenu dans cette réserve et divers auteurs ont voulu homologuer les dive ses parties de ce bassin à celles du bassin des autres Mammifères. Tous n'ont pas compris les choses de la même façon ; il en est résulté des divergences qu'il serait trop long d'exposer et dont l'intérêt historique n'est pas suffisant pour motiver ces longueurs. Il vaut mieux, pour mettre le lecteur au courant de la question, exposer les résultats auxquels est parvenu O. Abel.

Pour cet auteur un os pelvien de Baleinoptère, supposé vertical ou oblique avec le promontoire en bas, rappelle assez bien celui d'*Halitherium* par exemple. Le bec, allongé, représente l'ilion, le promontoire répond au pubis, le corps n'est autre chose que l'ischion. Une interprétation identique des diverses parties de l'os pelvien avait déjà été donnée

antérieurement par Y. Delage, mais O. Abel s'est préoccupé en outre du changement de position du bassin réalisé chez les Cétacés par rapport aux Siréniens, c'est-à-dire de l'abaissement de l'extrémité supérieure de l'ilion amenant en fin de compte, l'os dans la position horizontale qu'il occupe. Ce déplacement explique suffisamment la position du bassin des Baleinoptères, mais pour les Baleines il s'est présenté une difficulté résultant de ce que la partie longue du bassin qui pour lui représente l'ilion, au lieu d'être en avant comme chez les Baleinoptères est dirigée en arrière.

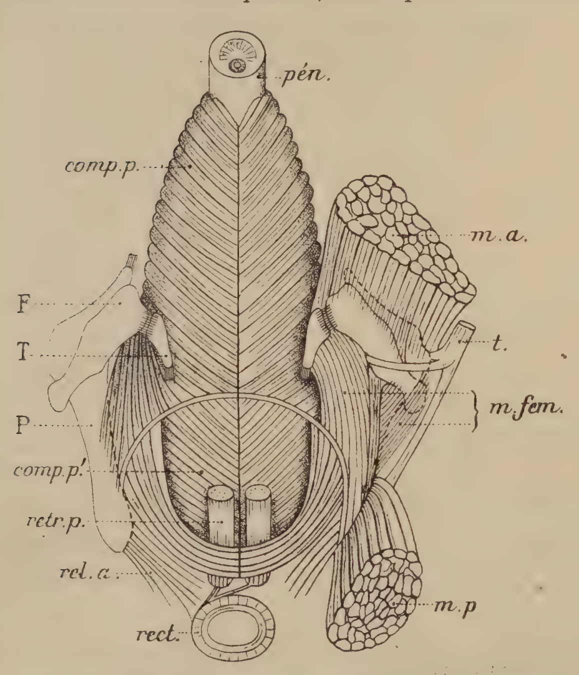


Fig. 178. — *Région pelvienne* de Balaena mysticetus, *vue par la face ventrale*, d'après Struthers.

comp, p., *comp. p'*, compresseur du pénis ; — *F.*, fémur ; — *m. a.*, muscles antérieurs du pelvis ; — *m. p.*, muscles postérieurs du pelvis ; — *m. fém.*, muscles fémoraux ; — *P.*, pelvis ; — *pén.*, pénis ; — *rect.*, rectum ; — *rel. a.*, releveur de l'anus ; — *rétr. p.*, rétracteur du pénis ; — *T.*, tibia ; — *t.*, tendon.

O. Abel a résolu la question d'une manière très élégante évidemment s'il ne s'agissait que d'un problème purement mental, mais beaucoup moins probante lorsqu'on a affaire à des êtres vivants. Il a imaginé que dans le changement de position qui conduit à l'horizontalité du pelvis, l'os avait marché chez les Baleines en sens inverse de ce qu'il avait fait chez les Baleinoptères, si bien que les extrémités correspondantes se trouvaient à 180°, l'une de l'autre dans ces deux types. Pour soutenir son opinion, il s'est appuyé sur la figure de Struthers (fig. 178) d'après laquelle les muscles antérieurs attachés au pelvis étant plus gros chez les Baleines que les postérieurs, devaient forcément entraîner ce résultat. Je ferai remarquer que pour qu'il en soit ainsi, il faudrait — un déplacement pareil ne pouvant s'effectuer qu'autour d'un point fixe, ici le pubis — que les muscles fussent insérés d'une manière alternante ou croisée par rapport à ce dernier, les antérieurs s'étendant plus loin que l'acétabulum en arrière, les postérieurs allant plus loin que lui

en avant, et que rien ne permet de penser qu'il en ait été ainsi. D'ailleurs l'étude des muscles de la région montre que les homologies admises par O. Abel ne peuvent être acceptées. A quoi répondent les muscles longitudinaux qui s'insèrent à l'os pelvien ? Ce sont uniquement des peauciers et il est tout à fait injustifié de comparer leurs points d'attache sur le pelvis aux os qui reçoivent et fixent les muscles du tronc chez les Mammifères ordinaires.

En effet ces muscles n'appartiennent ni à la paroi abdominale, ni aux membres, ni à la queue. Les muscles de la paroi abdominale offrent chez les Cétacés une disposition particulière. Tandis que chez les autres Mammifères à bassin solidement articulé sur la colonne vertébrale et muni d'une symphyse ventrale ces muscles s'insèrent à la paroi craniale du bassin et prennent leur point fixe sur la symphyse, chez les Cétacés, en l'absence de symphyse, ce point fixe est reporté ailleurs, du côté dorsal, sur l'aponévrose horizontale qui sépare les muscles de l'épisome de ceux de l'hyposome, et qui est liée aux apophyses transverses lombo-sacrées.

Cette modification ne nécessite pas d'ailleurs un transfert d'insertions musculaires dont le mécanisme serait peu clair ; elle résulte tout simplement d'une substitution du muscle oblique interne à l'oblique externe comme principal agent des mouvements de la paroi abdominale. Chez les Mammifères pourvus de symphyse les muscles de cette paroi, nés sur les côtés du dos à un niveau correspondant à celui de l'aponévrose inter épi-et hyposomatique, mais toujours en avant de la crête iliaque, se dirigent de là vers le bord cranial du bassin où ils s'attachent comme il a été dit page 274. L'oblique externe qui va d'avant en arrière et de haut en bas (du dos au ventre), de même que les m. droits qui vont d'avant en arrière, trouvent leur point fixe sur le pubis. L'oblique interne qui croise l'externe, en allant du bord iliaque aux côtes, ne fait guère que renforcer la paroi sans exercer une action bien puissante sur sur la contraction de cette dernière dans le sens antéro-postérieur.

Dans les Cétacés, l'aponévrose inter épi-hyposomatique qui se prolonge d'ailleurs assez en arrière du pelvis, puisqu'elle dépasse l'anus, donne insertion à l'oblique interne et à une grande partie des fibres des droits, qui, s'écartant l'un de l'autre sur la ligne médiane, un peu en avant de l'orifice urogénital, se dirigent obliquement en haut en se plaçant sur le côté des fibres les plus latérales de l'oblique interne. Dans l'intervalle compris entre l'écartement des m. droits la paroi abdominale est représentée par une lame aponévrotique, issue de l'oblique externe, dans laquelle viennent se perdre les fibres les plus internes des droits. Dans ces conditions, il est clair que l'oblique externe est fonctionnellement

passé au rang occupé jusqu'alors par l'oblique interne et que ce dernier, renforcé par les fibres des droits déviées latéralement, a pris le rôle principal dans le jeu des parois abdominales. Le point fixe pour les contractions des muscles abdominaux se trouve maintenant reporté sur le côté dorsal, en même temps qu'il est reculé par le grand allongement de la région lombaire. Tout cela ne suppose point des remaniements considérables, mais une simple utilisation différente de parties restées

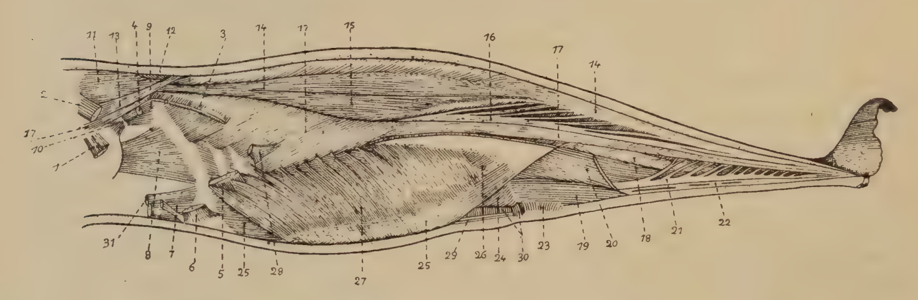


Fig. 179. — *Muscles du tronc de* Kogia breviceps.

Les noms des muscles *soulignés* sont ceux qui se rapportent au texte.

1, sterno-mastoïdien et masto-huméral ; — 2, rhomboïde antérieur; — 3, rhomboïde postérieur ; — 4, releveur de l'omoplate ; — 5, grand dentelé ; — 6, petit pectoral ; — 7, sterno-hyoïdien ; — 8, scalène moyen ; — 9, scalène postérieur ; — 10, droit latéral de la tête; — 11, semi-spinal de la tête ; — 12, spinal du dos ; — 13, splénius ; — 14, longissime; — 15, ilio-costal thoracique ; — 16, ilio-costal lombaire ; — 17, transversaire supérieur; — 18, transversaire inférieur ; — 19, *ischio-caudal;* — 20, *hypo-axial sacro-coccygien (portion superficielle) ;* — 21, *le même, portion latérale ;* — 22, *le même, portion ventrale* ; — 23, releveur de l'anus ; — 24, ischio-caverneux ; — 25, *droit de l'abdomen;* — 26, *oblique interne* ; — 27, *oblique externe* (la partie blanche située en haut de ces trois muscles est l'aponévrose inter-épi-hyposomatique) ; — 28, grand dorsal ; — 29, *rétracteur du pénis;* — 30, bulbo-caverneux ; — 31, sterno-thyroïdien.

fondamentalement les mêmes et ayant gardé les mêmes rapports entre elles.

Chez les Siréniens le point fixe pour les contractions de la paroi abdominale est également situé sur l'aponévrose inter épi-et hyposomatique, c'est l'oblique interne qui joue le rôle principal, sans doute avec le concours des m. droits. D'après Murie, Leche dit que ces derniers muscles s'insèrent à l'intervalle fibreux compris entre la partie ventrale des os pelviens, mais la figure de Murie, qui montre une coupe longitudinale de l'animal entier, représente les muscles droits non sous la forme de faisceaux parallèles à cette coupe, mais au contraire comme des faisceaux coupés en travers ou obliquement, ce qui prouve bien leur orientation particulière, comparable seulement à celle qu'ils offrent chez les Cétacés.

Cette disposition des muscles abdominaux est connue depuis longtemps, elle est déjà décrite dans Owen, Anatomie comparée, t. III,

p. 25 ; elle est aussi très visible dans la figure de *Balaenoptera musculus* donnée par CARTE et MACALISTER, enfin elle a été très bien exposée dans le récent travail de VON SCHULTE et DE FOREST SMITH sur *Kogia breviceps.* Les auteurs ne paraissent pas cependant avoir tiré les conséquences qu'elle comporte à propos de la morphologie du bassin. Si les muscles de la paroi abdominale ne s'insèrent pas sur l'os pelvien, c'est que ce dernier ne répond pas au bord cranial du bassin qui les reçoit dans les autres Mammifères et notamment à l'ilion et au pubis. D'un autre côté les fibres qui s'attachent à l'os pelvien des Cétacés doivent être rapportées au peaucier, si important chez tous, mais en particulier chez les Baleinoptères.

Plusieurs auteurs ont décrit ce peaucier comme s'étendant jusque sur la région anale, et c'est notamment le cas de VON SCHULTE et FOREST SMITH ; DELAGE pense qu'il s'arrête plus tôt et qu'il n'est représenté dans cette région que par une aponévrose, mais comme il dit que celle-ci est molle et rougeâtre, on peut se demander si elle ne renfermait pas des fibres musculaires que la putréfaction avait déjà fortement modifiées. Il est donc bien probable que les fibres longitudinales attachées au pelvis sont des fibres du peaucier puisque les fibres de la paroi abdominale s'insèrent ailleurs, et que les fibres de la queue ne s'attachent pas non plus à cet os. En effet les plus externes de ces fibres caudales, qui pourraient seules répondre aux muscles ilio-pubo-ischio-coccygiens, très inégalement développés chez les Mammifères, mais qui rattachent tous le bassin à la queue, sont ici représentées par l'ischio-caudal (19, fig. 179) qui, chez les Cétacés, ne s'insère sur aucune partie du pelvis et seulement aux aponévroses de la fosse pelvienne et des muscles environnant cette dernière. L'ischio-caudal ne s'insérant pas sur le prétendu bassin, celui-ci se trouve ainsi exclu de tout rapport avec les muscles de la paroi abdominale et avec ceux de la queue, de sorte qu'il devient bien difficile de le comparer au bassin des autres Mammifères.

Ce bassin si particulier offre-t-il au moins, avec les muscles du membre postérieur, des rapports justifiant sa présence et sa comparaison avce le bassin ordinaire ? Il ne le paraît guère, ces muscles sont en effet extrêmement réduits, même chez les Baleines. Dans ces dernières ou ces parties sont à léur maximum de développement, le rudiment du membre présente à la fois des ligaments et des muscles. Les ligaments sont distribués en deux groupes : un groupe pelvi-articulaire et un groupe pelvi-fémoral. Le premier est formé de fibres s'étendant du pourtour de l'acétabulum ou du promontoire à la tête fémorale, il représente évidemment les ligaments articulaires de la hanche. Dans le second ces ligaments sont au nombre de trois, un postérieur qui va du

corps de l'os au milieu du fémur, et deux antérieurs allant du bec au même point. Cette disposition singulière, car on ne connaît pas chez les Mammifères ordinaires de ligaments correspondants, s'explique sans doute par ce fait que ces ligaments ne sont autre chose que des muscles transformés. Deux ordres de faits viennent corrober cette manière de voir ; premièrement les muscles du membre ont exactement la même situation que ces ligaments qui semblent les doubler dans la profondeur et leur correspondre exactement, sauf pour un muscle plus superficiel, superposé à l'antérieur externe, mais inséré sur la face ventrale de l'os, en avant de ce dernier muscle par conséquent, et qui a été nommé pour cela abducteur, tandis que les profonds ont gardé le nom d'adducteurs. Ensuite J. Struthers indique dans l'explication de la figure de *Balaenoptera musculus* (fig. 176) que le muscle interne du fémur est mélangé avec du tissu fibreux, et Delage (p. 64), fait remarquer que chez son Baleinoptère, le ligament antérieur semble formé d'un muscle ayant subi un commencement de dégénérescence graisseuse.

Quoi qu'il en soit ce ne sont pas ces muscles ou ces ligaments, si réduits, qui suffisent à expliquer la conservation du bassin, lequel se trouve d'ailleurs à peu près aussi développé chez les Baleinoptères où ils sont encore plus rudimentaires, et ce ne sont pas eux qui permettent d'homologuer avec les différentes pièces d'un bassin ordinaire les parties de l'os pelvien qui leur donnent attache.

Donc ni par ses rapports avec la musculature de l'hyposome, ni par ceux qu'il offre avec les muscles du membre, l'os pelvien ne se montre comparable au bassin des Mammifères ordinaires. Un seul point le rapproche de ce dernier, c'est qu'il fournit des attaches importantes aux muscles urogénitaux. Mais cela ne permet pas de le comparer entièrement à l'ischion des Mammifères comme on l'a fait, car l'ischion n'est pas seul à donner insertion aux organes génitaux, le pubis y prend aussi une part en servant à l'attache des racines du pénis. L'os pelvien des Cétacés participe ainsi des deux os ventraux du bassin, mais ces os, en même temps qu'ils servent à l'appareil urogénital chez les Mammifères ordinaires, jouent aussi un autre rôle, ils fournissent des points d'appui aux muscles du tronc, de la queue et à ceux des membres, ce qui ne fait pas le pelvis des Cétacés.

Comment donc faut-il interpréter l'os pelvien des Cétacés ? On doit évidemment le considérer comme un représentant du bassin des Mammifères ordinaires, mais réduit à sa partie centrale ou acétabulaire, celle qui prend naissance ontogéniquement au niveau du point où le précartilage du bourgeon du membre s'implante sur le tronc pour se prolonger ensuite dans les parois de ce dernier en ilion, pubis et ischion. Et cette

relation bien connue, entre la lame pelvienne de tissu squelettogène et l'axe squelettogène du membre, explique suffisamment la persistance d'un rudiment de ce dernier. Mais en dehors de cette partie centrale il n'y a rien qui corresponde véritablement à un pubis, puisqu'il n'y a ni symphyse, ni insertions musculaires pubiennes, ou à un ilion puisqu'il n'y a pas plus d'articulation avec la colonne vertébrale que de muscles ilio-cruraux, ou enfin à un ischion puisque seule la partie génitale de ce dernier serait conservée. Les prolongements du pelvis qui partent de sa région acétabulaire sont des parties propres aux Cétacés, en rapport avec la constitution des fosses pelvienne, rectale et avec les muscles urogénitaux; et la forme particulière du pelvis des Baleines, attribuée par O. Abel à un retournement de l'os, est bien plus probablement liée à la différence qui existe entre la constitution de leur région ano-urogénitale et celle que l'on observe chez les Baleinoptères. Delage a fait remarquer en effet que chez ces derniers le corps seul du pelvis donne naissance aux racines du corps caverneux contrairement à ce que montrent les Baleines, et les figures de Struthers montrent encore d'autres différences entre les deux types.

L'os pelvien des Siréniens est un peu différent de celui des Cétacés, car, étant données ses connexions avec le sacrum, il est tout naturel de lui considérer une portion iliaque, peu développée il est vrai, et réduite à une tige de soutien pour la partie ventrale de l'os qui s'appuie par elle sur la vertèbre sacrée. En même temps qu'il possède une branche iliaque l'os pelvien présente chez les Siréniens une orientation presque opposée à celle qu'il a chez les Cétacés puisqu'il est vertical ou à peu près. Cette orientation s'explique sans doute par la nécessité d'un appui sur la colonne vertébrale, qui a amené la formation de l'apophyse iliaque. En effet les Siréniens ayant une région lombaire très courte (4 vertèbres chez *Halicore*, 2 chez *Manatus*) les muscles de la paroi abdominale qui viennent prendre leur appui dorsalement sur l'aponévrose inter-épi-hyposomatique ont un trajet presque vertical et tendraient par leur contraction à étrangler le tronc dans la région périnéale ; mais la résistance fournie dans le sens vertical par l'os pelvien appuyé sur la vertèbre sacrée annule cet effet. Chez les Cétacés la grande longueur de la région lombaire (6 à 20 vertèbres) donne une telle obliquité à ces muscles qu'ils n'ont aucune tendance à produire un semblable effet, par suite la connexion avec le sacrum n'est pas nécessaire et l'os pelvien, exclusivement réduit au pourtour de l'orifice urogénital, est horizontal.

Corrélations des parties de la région pelvienne. —La constitution spéciale du bassin des Mammifères housing pisciformes est en rapport avec l'adap-

tation de la queue à la fonction locomotrice, et il faut ajouter à la locomotion s'effectuant par des battements dans le plan vertical, contrairement à ce que l'on observait jusqu'ici, aussi bien chez tous les Sauropsidés que chez les Amphibiens et les Poissons. C'est évidemment le mouvement de la queue dans le plan vertical qui entraîne l'absence de symphyse et la réduction du bassin, tandis que chez tous les Tétrapodes à queue locomotrice douée de mouvements latéraux, le bassin persiste avec sa symphyse, lors même que le membre postérieur a déjà subi une régression assez marquée, comme chez certains Ichthyosaures.

C'est qu'il y a effectivement entre ces deux adaptations à la nage une opposition extrêmement marquée qui entraîne des différences considérables entre les structures. Chez les Amphibiens les muscles latéraux qui meuvent la queue s'appuient sur le membre postérieur (muscles caudo-cruraux). Leur insertion sur la queue ne se fait qu'après les premières vertèbres caudales (voir p. 35) ; il reste dans la partie ventrale de la racine de la queue, sous les premières caudales et en avant du bord postérieur de la symphyse ischiatique, un espace occupé par le prolongement du cœlome et renfermant le cloaque. Les mouvements de la queue se passent surtout en arrière des trois ou quatre premières vertèbres caudales, l'orifice cloacal situé dans le plan horizontal de la face ventrale comme les orifices ano-urogénitaux des Pisciformes, n'est ni comprimé, ni déformé par les mouvements de la queue.

Chez les Pisciformes les choses se présentent tout autrement. Les Mammifères sont caractérisés, on le sait, par une disposition spéciale des orifices anal et urogénital qui se séparent l'un de l'autre et s'ouvrent sur une surface spéciale, le périnée. Le périnée est à peu près transversal par rapport à la colonne vertébrale, qui se continue dorsalement à lui par la queue. L'orifice anal est placé très près de la racine de la queue, l'orifice urogénital est situé ventralement à lui, immédiatement en arrière de la symphyse pelvienne. Il y a donc entre le tronc, terminé en arrière par le périnée, et la queue un contraste marqué, au lieu du passage graduel de l'un à l'autre que l'on observe dans les types inférieurs.

Pour que la queue puisse remplir le rôle d'organe locomoteur, il faut naturellement qu'elle s'accroisse à sa racine dans ses deux diamètres vertical et horizontal. En même temps que cet accroissement s'opère, la forme aquatique, c'est-à-dire le passage graduel du tronc à la queue, se réalise parfaitement. Mais ce changement ne peut être obtenu que par un déplacement du plan périnéal, que l'on observe d'ailleurs dans l'ontogénie, comme le montrent les figures assez nombreuses d'embryons de *Phocæna*, données par Guldberg. Dans un embryon de 7 millimètres le plan périnéal, indiqué par le bouchon cloacal et la saillie génitale, est trans-

versal. Il est perpendiculaire à la fois à la portion de paroi ventrale comprise entre le cordon et lui, et à la queue dont la racine est beaucoup plus étroite que le tronc, au niveau du point où elle continue ce dernier. La queue se courbe ventralement à partir du membre postérieur et se place sur la face ventrale de l'embryon dont elle atteint l'extrémité céphalique. Dans un embryon plus âgé (18 mill., fig. 181. B), par suite évidemment d'un accroissement spécial de cette région, le siège de la courbure de la queue est reporté plus en arrière du membre. Le plan périnéal est amené dans une situation frontale et la racine de la queue, élargie, se continue régulièrement avec le tronc. Tout se passe comme si la région coudée du stade précédent s'était redressée, car la longueur relative de la queue a beaucoup diminué et son extrémité n'arrive plus vers la tête. En même temps que ce redressement, s'opéraient l'accroissement de la racine de la queue et le transfert de la lame cloacale dans le plan horizontal.



Fig. 180. — Phocæna communis. *Embryon long de 7 mm. grossi 4 fois* d'après Guldberg.

m. a., membre antérieur ; — *m. p.*, membre postérieur; — *pl. pér.*, plan périnéal.

Si l'orifice urogénital qui va succéder à la partie craniale du cloaque se

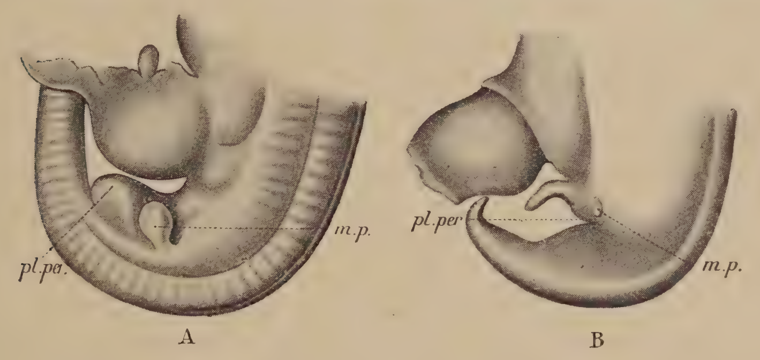


Fig. 181. — *Embryons* de Phocæna communis, d'après Guldberg.
A, moitié caudale d'un embryon de 7 mm. grossie 16 fois ; — B, moitié caudale d'un embryon de 18 mm., grossie 6 fois.
m. p., membre postérieur ; — *pl. pér.*, plan périnéal.

trouvait, comme chez les Mammifères ordinaires, derrière la symphyse pelvienne, les mouvements d'abaissement de la queue lui imposeraient une compression fâcheuse, et l'on comprend que les choses aient été disposées de manière à l'éviter, par la suppression de la symphyse. Mais bien d'autres modifications doivent être réalisées en même temps que celle-ci,

et il serait absolument injustifié de donner à l'une ou à l'autre la première part, d'en faire le primum movens de toutes les autres. Tout est si bien lié dans cet ensemble qu'une description sériée ne peut être faite que pour obéir aux exigences de l'exposition et il faut avoir bien soin de ne point la considérer comme la sériation réelle des phénomènes. En effet, en même temps que les transformations s'opéraient dans le déplacement du plan périnéal, elles s'effectuaient aussi dans le diamètre de la queue, et simultanément se préparait, en avant de la queue, le transfert du côté dorsal de l'attache fixe des muscles abdominaux en rapport étroit avec le grand allongement des apophyses transverses de cette région. Simultanément aussi les muscles ventraux internes de la queue (sacro-coccygiens) qui, chez les Mammifères où ils atteignent leur plus grande longueur ne dépassent pas les dernières vertèbres lombaires, se poursuivent jusque sur les dernières dorsales, et si l'on tient compte de l'augmentation du nombre des lombaires, on voit quelle puissance cela leur suppose. Ils forment une masse énorme, étendue des dernières dorsales jusqu'à la face ventrale de la queue (fig. 179. 20, 21, 22) et que beaucoup d'auteurs regardent comme produite par la fusion des muscles sacro-coccygien et psoas. Si ces derniers dérivent du groupe pelvi-fémoral interne, comme nous l'avons admis avec WILDER, il est bien évident qu'ils ne sont point représentés dans la masse en question. Les muscles latéraux allant du tronc à la queue, et qui forment chez divers Mammifères les muscles ilio-pubo-ischio-caudaux ne sont représentés chez les Pisciformes que par un ischio-caudal allant du bord postérieur du pelvis (Siréniens) ou de l'aponévrose de la fosse pelvienne et de celle du muscle sacro-coccygien (Cétacés) aux premiers os en chevrons en formant comme une gaine musculaire au sacro-coccygien qui passe au milieu d'eux. Il est bien probable que ce muscle ischio-caudal a son point d'appui le plus fixe sur le coccyx et que c'est un fixateur du bassin, antagoniste du rétracteur du pénis.

Dans un développement comme celui que nous venons d'esquisser, il n'y a plus de place pour un bassin puisque la plupart de ses fonctions sont remplies par d'autres parties, et l'on conçoit facilement la réduction qu'il a effectivement subie.

Formes intermédiaires. — Il n'y a pas place non plus pour des états intermédiaires entre ceux des Mammifères ordinaires et ceux des Pisciformes, car on ne peut pas imaginer des individus chez qui les membres postérieurs encore assez développés, et la queue déjà plus forte que d'habitude, fonctionneraient simultanément.

Il existe des êtres, les Pinnipèdes, dont les membres postérieurs peuvent

servir à la fois à la locomotion terrestre et à la nage, mais chez eux la queue est réduite et ne joue aucun rôle dans la locomotion. Le bassin est parfaitement conservé de même que les membres postérieurs, et lorsque ceux-ci, devenus inaptes à la marche, se consacrent uniquement à la nage comme chez les Phoques, ils gardent leur structure typique et n'offrent pas plus que le bassin aucune trace de régression, au contraire.

L'exemple des Phoques semble même montrer que la locomotion aquatique, lorsqu'elle se fait à l'aide du train postérieur, ne peut pas employer à la fois les deux éléments susceptibles de la produire, c'est-à-dire la queue d'une part, les membres de l'autre ; car alors même que ces membres ne servent plus à la marche terrestre et fonctionnent dans la natation d'une manière assez approchée du fonctionnement de la queue horizontale des Pisciformes, ils arrivent à remplir ce rôle sans transformations profondes. Ils se contentent en effet, étant orientés parallèlement à la colonne et emmaillotés sous la peau du tronc jusque vers la racine de l'autopode, de développer ce dernier, d'augmenter ses mouvements de flexion par la poulie de renvoi de l'astragale et d'enlever à la colonne vertébrale le pouvoir de se fléchir fortement pour ramener les membres en dessous comme chez les Pinnipèdes marcheurs.

Phoques d'une part et Pisciformes de l'autre montrent deux cas dans lesquels l'appareil locomoteur est formé par la partie terminale du corps, mais chez les premiers il est fourni exclusivement par les membres, chez les seconds exclusivement aussi par la queue. Pour peu que l'on réfléchisse aux conditions que doit réaliser le plan périnéal, on comprend aussi facilement qu'elles ne comportent point d'intermédiaire entre les deux extrêmes connus. Ce n'est pas à dire que ce plan ne puisse présenter, par rapport à la colonne, des incidences très variables, mais elles sont toujours limitées par ce fait que les diamètres de la queue étant plus petits que ceux du tronc, la queue est placée dorsalement au périnée qui termine le tronc en arrière, ou que, ces diamètres approchant de ceux du tronc, la queue continue ce dernier, le périnée étant repoussé ventralement.

C'est donc une illusion de chercher des intermédiaires dans lesquels on trouverait à la fois un bassin de Mammifère ordinaire et une queue tendant vers le type pisciforme. Ces deux conditions s'excluent, et c'est pourquoi l'étude des Pisciformes constitue un chapitre si important de morphogénie mammalienne, dont les résultats éclairent à la fois l'embryologie et la paléontologie. On a dit bien des fois, devant l'évidence des réfutations que l'observation embryologique apporte à la loi biogénétique, que dans ces cas l'on avait à faire à un développement condensé et qu'il ne fallait pas en tenir compte, qu'en réalité le dévelop-

pement avait autrefois suivi d'autres chemins et aurait montré, si nous avions pu l'observer, la série ordinaire des passages si communément admis. Il me semble au contraire que le développement ontogénique tel que nous le voyons est le seul qui ait pu produire les résultats définitifs que nous observons aujourd'hui, et qui permettaient seuls, aussi, le fonctionnement des parties. Lorsque l'embryon de *Phocæna* de 7 millimètres montre un bouchon cloacal perpendiculaire à la colonne, il est clair qu'il réalise alors une des caractéristiques de l'embryon mammalien. Mais sa structure change bientôt, l'accroissement particulier de la région lombo-périnéale intervient avant que les muscles et le squelette soient déjà différenciés, et il dispose les parties de telle manière que ce squelette et ces muscles vont se développer forcément comme ils doivent le faire dans le type nouveau pour lui permettre de réaliser l'adaptation cherchée. Les ébauches, y compris celle du membre postérieur, sont les mêmes que dans les Mammifères ordinaires, mais chacune d'elles subira un accroissement ou un développement un peu différent de celui qu'elle subirait dans un Mammifère ordinaire et c'est cela qui conduit à la forme nouvelle. Je cherche vainement à me représenter comment les choses pourraient être autrement qu'elles sont, puisque je ne vois pas dans les différentes formes adultes des transitions entre les deux types et que même ces transitions paraissent impossibles. Nous montrerons plus loin que les diverses orientations des membres et toutes les conséquences structurales qu'elles entraînent ne peuvent avoir été acquises que par une déviation particulière du développement à une période très jeune, succédant à la phase de la courbure nuchale. Il y a donc un moment où les différents types se réalisent dans l'embryon, chacun d'une manière différente, mais en utilisant des ébauches identiques jusqu'à ce moment et qui ne tardent pas à donner des produits différents par la simple différence d'accroissements et de différenciations tissulaires inégalement répartis. Cela montre à l'évidence qu'à la prétendue loi biogénétique et à la répétition purement métaphorique des stades ancestraux, il faut substituer la loi d'identité des ébauches dans un même embranchement *(loi d'isoschémie phylétique)* et celle de leur développement divergent.

La loi ainsi comprise nous montre aussi que les rudiments tels que les membres des Siréniens et ceux des Cétacés doivent être interprétés non comme des restes de parties ayant un jour fonctionné, mais comme des *restes embryonnaires* ayant joué un rôle seulement chez l'embryon, à savoir celui de représentants de parties indispensables chez ce dernier. Ainsi l'époophoron des femelles des Mammifères, reste du corps de Wolff, n'a jamais fonctionné à côté du canal de Müller pour enlever

les produits sexuels mâles, car l'hermaphrodisme paraît avoir disparu depuis longtemps, chez les ancêtres des Mammifères, mais les ébauches génitales sont constituées dans ce groupe comme si les canaux excréteurs des deux sexes devaient se développer. Lorsque l'un de ces canaux devient prépondérant l'autre s'atrophie, mais jamais complètement, et il en reste des parties qui présentent d'ailleurs une très grande variabilité et une extension très variable aussi comme l'ont si bien montré les études de Tourneux sur cet organe qui atteint ou non l'ovaire, suivant les cas. Les divers stades de régression des membres pisciformes ne sont pas plus étendus que ceux de l'organe de Rosenmüller.

Au point de vue paléontologique ce résultat n'est pas moins important, car il met en garde contre certaines reconstructions et contre les séries imaginaires encore si nombreuses aujourd'hui. Les Siréniens en offrent un bel exemple. O. Abel considère le bassin d'*Eotherium ægyptiacum* comme très voisin de celui des Mammifères ordinaires ; il y voit jusqu'à la crête latérale de l'ilion et à la fossette d'insertion du muscle droit du fémur. Est-ce bien exact ? Est-ce qu'il n'y a pas là une ressemblance purement apparente ? On peut se le demander, et plusieurs observations permettent de soulever des doutes très forts sur son interprétation. Il n'y a pas de branche horizontale du pubis, la lame osseuse qui circonscrit le trou obturateur en avant est bien faible, en revanche l'ischion est bien épais et le trou obturateur est placé bien en avant de sa position ordinaire par rapport à l'acétabulum. Enfin si ce bassin était articulé avec la colonne vertébrale comme chez les Mammifères ordinaires et en faisant avec elle le même angle que chez les Ongulés, étant donné la brièveté du sacrum réduit à une vertèbre, l'ischion se trouverait au niveau des premiers os en chevron et comment se placeraient alors les orifices urogénital et anal ? Mais en outre, avec l'élargissement des apophyses sacrées et l'écartement de l'articulation sacro-iliaque, comment rapprocher ce bassin de celui des Ongulés, si étroitement accolé à la colonne ? Et si cet écartement existe, comme il le paraît bien, n'est-ce pas un caractère qui éloigne tout à fait ce bassin de celui des Mammifères ordinaires, sans compter que l'articulation sacro-iliaque paraît aussi bien spéciale. Devant toutes ces remarques n'est-il pas permis de se demander s'il n'y a pas simplement une ressemblance purement apparente entre le bassin d'*Eotherium* et celui de l'ancêtre proboscidien, dont il est censé dériver ?

Article IV. — Chiroptères

Les Chiroptères sont des Mammifères volants dont les membres et les ceintures, tout en gardant strictement le caractère mammalien, ont

subi de grands changements dans leur orientation pour s'adapter à leurs fonctions nouvelles.

Membre antérieur. — Pour exprimer la relation qui existe entre ce

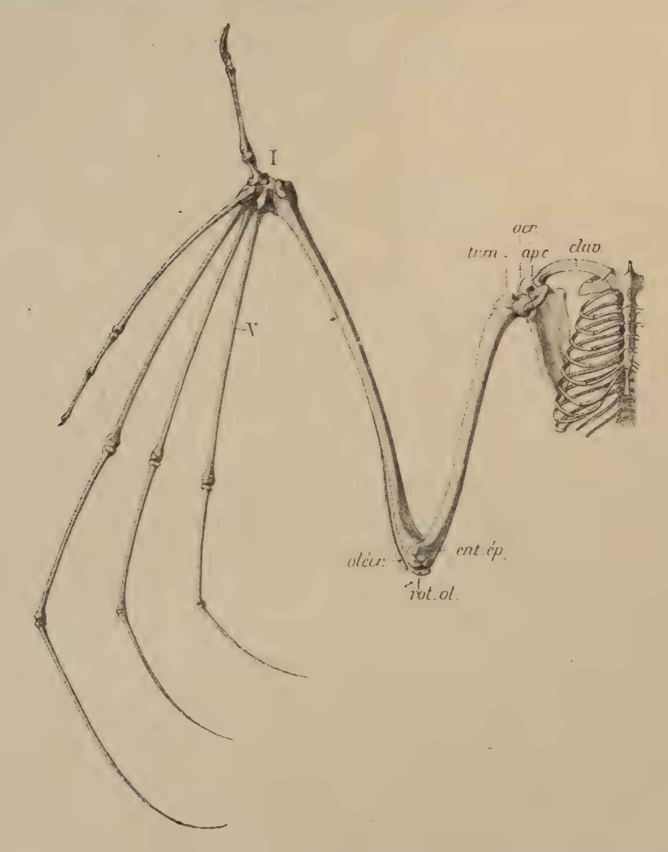


Fig. 182. — *Membre antérieur droit et ceinture pectorale* de Pteropus Edvarsi *en place vus par la face ventrale.*

acr., acromion ; — *ap. c.*, apophyse coracoïde ; — *clav.*, clavicule ; — *ent. ép.*, entépicondyle; — *olécr.*, olécrane ; — *rot. ol.*, rotule olécranienne ; — *tr. m.*, trochanter médial ; — I, V, premier, cinquième métacarpiens.

membre et celui des Mammifères quadrupèdes, on pourrait dire que l'aile des Chauves-Souris est un membre dressé qui a été tout entier, avec l'omoplate, écarté de 90° de sa direction primitive, en tournant sur le bord spinal de l'omoplate pris comme charnière. Ce déplacement une fois produit, l'omoplate est devenue frontale, de sagittale qu'elle était ; l'angle stylo-zeugopodique est également frontal, de même que le plan formé par les métacarpiens étalés en éventail.

Reprenant les choses segment par segment, on voit que l'omoplate est entièrement frontale avec la cavité glénoïde regardant en dehors. Cette cavité est ellipsoïde à grand axe allongé d'avant en arrière à petit axe dorso-ventral. L'humérus entre en rapport avec elle par une tête articulaire presque terminale, bien que située cependant sur la face d'extension qui regarde en dedans, médialement. Cette tête, arrondie, est flanquée des trochanters saillants, l'externe ou latéral, est placé maintenant sur le côté dorsal, l'interne ou médial sur le côté ventral. La diaphyse de l'humérus n'est pas droite, mais légèrement ployée en un S très allongé, dont les courbures sont plus marquées vers ses deux extrémités. Le distum huméral est tourné exactement en sens opposé au proximum, c'est-à-dire regarde en dehors et en avant, du côté céphalique, tandis que le premier est tourné en dedans et du côté caudal, direction en rapport avec la courbure en S dont nous avons parlé. Le diamètre bitrochléen est dorso-ventral, orientation perpendiculaire à la normale et commandée par le déploiement de l'aile L'ectépicondyle est plus petit, l'entépicondyle est au contraire très saillant. La surface articulaire du distum huméral est représentée par un condyle unique, volumineux, très saillant en dehors, du côté de la face de flexion de l'os, et qui répond au radius. Ce condyle, de forme très spéciale, peut être considéré comme un cylindre renflé en tonneau à sa partie moyenne, laquelle est bordée de chaque côté par une dépression en gorge de poulie. La poulie ventrale, placée sur le côté cubital de l'os est plus développée et se prolonge sur la face d'extension de l'humérus par une gouttière tapissée de cartilage (fig. 183) rappelant assez bien la gouttière rotulienne du fémur et remplissant d'ailleurs, comme on le verra, le même usage. Le condyle articulaire du distum huméral est principalement réservé au radius, le cubitus n'entre en rapport avec lui que sur une étendue très faible.

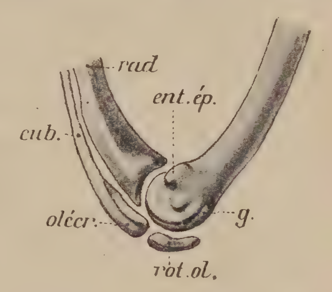


Fig. 183. — *Coude de* Pteropus Edw., *vu dans la même orientation que dans la figure précédente.*

cub., cubitus ; — *ent. ép.*, entépicondyle ; — *g. o.*, gouttière rotulienne ; — *olécr.*, olécrane ; — *rad.*, radius ; — *rot. ol.*, rotule olécranienne.

Le zeugopode, très long, est formé d'un radius prépondérant et d'un cubitus très réduit. Le proximum du radius, élargi, présente au condyle huméral une surface articulaire creusée en cupule et légèrement cordiforme, son côté dorsal étant muni d'une petite saillie rappelant un peu un olécrane. Le cubitus, placé à son côté interne ou ventral, est très grêle et se termine du côté distal par un petit filet osseux qui ne dépasse

guère la moitié du radius sur lequel ils se perd en se fusionnant avec lui. Son extrémité proximale un peu élargie en spatule répond à l'olécrane, elle se place en dedans du bord de l'olécrane radial et contribue à former avec lui, mais pour une très faible part, le côté dorsal de la charnière du coude. Elle est surmontée par un osselet courbe (rotule olécranienne), qui glisse dans la gouttière décrite plus haut et qui fonctionne comme poulie de renvoi pour le triceps, lorsque, l'avant-bras étant fortement fléchi sur le bras, le tendon de ce dernier muscle se trouverait, s'il n'y avait pas de rotule olécranienne, en rapport direct avec la saillie fortement développée du condyle radial. Le radius est très long et dépasse fortement l'humérus du côté céphalique dans l'aile reployée. Son distum est orienté à peu près comme le diamètre bitrochléen, perpendiculairement au plan de l'aile. En d'autres termes la diaphyse radiale a dû subir une torsion de près de 180° sur son axe longitudinal, de façon à amener la face d'extension de son distum à regarder en dedans comme la face d'extension de l'humérus, et la face de flexion de ce distum à regarder en dehors (fig. 182). Le distum radial est donc dans une position qui répond à celle de la pronation, mais ici il n'y a pas pu y avoir pronation puisqu'il n'existe plus de cubitus autour de qui le radius pourrait tourner, et cette orientation est due tout entière au mode de croissance propre du radius qui a conduit à un résultat identique à celui qu'obtient chez nous la pronation. Sur le distum radial se place le carpe qui a, lui aussi, une direction dorso-ventrale, perpendiculaire au plan de l'aile, mais le métacarpe au lieu de continuer comme d'habitude la direction du zeugopode subit une double flexion, à la fois du côté palmaire et du côté cubital, de manière à former avec l'avant-bras un angle plus ou moins ouvert, mais qui ne s'efface jamais, les quatre derniers rayons métacarpo-digitaux ne pouvant dans aucun cas se placer dans le prolongement de l'avant-bras comme ils le font normalement ailleurs (fig. 182).



Fig. 184. — *Zeugopode de* Pteropus Edw., *vu par sa face de flexion.*

cub., cubitus ; — *f. flex.*, face de flexion ; — *f. ext.*, face d'extens. ; — *olécr.*, olécrane ; — *ol. rad.*, olécrane radial ; — *rot. ol.*, rotule olécranienne.

Les différents rayons de la main subissent dans leur situation réciproque des modifications en rapport avec leurs nouvelles fonctions. Le premier s'écarte fortement de tous les autres et prend une position

particulière. Il se place naturellement sur le bord radial de la main, mais dans le prolongement du radius, et il subit une torsion sur son axe longitudinal qui s'opère dans son articulation carpienne, et à la suite de laquelle sa face de flexion au lieu de regarder surtout en dedans, comme le fait celle des autres rayons, regarde franchement en bas du côté ventral (fig. 182).

En même temps le distum du métacarpien s'abaisse un peu de manière à pouvoir toucher le sol lorsque l'animal repose sur ce dernier par sa face ventrale, et à fournir ainsi le point d'appui de la main dans la marche. Le premier doigt qui a la même direction et la même orientation que son métacarpien se meut principalement dans le plan dorso-ventral, pouvant se fléchir vers le sol et s'accrocher à ce dernier ou saisir un objet entre lui et le carpe comme on le voit faire aux *Pteropus* qui retiennent de cette manière les fruits pour les dévorer. Le premier métacarpien est d'ailleurs pourvu, grâce à son mode d'articulation avec le pouce et à sa musculature, de tous les mouvements possibles : flexion, extension, abduction, adduction, et même circumduction. Les autres rayons qui sont tous fléchis dans les deux sens indiqués plus haut, c'est-à-dire du côté palmaire et du côté cubital du carpe, ne présentent pas tous le même degré de flexion, mais sont au contraire inégalement inclinés comme les diverses branches d'un éventail, le deuxième faisant avec le zeugopode l'angle le plus fort, le cinquième l'angle le plus faible. A cause de la direction de la ligne articulaire des métacarpiens sur le carpe ces rayons ne peuvent jamais arriver à se placer tous sur un même plan, même lorsque l'aile est entièrement repliée, et la tête du cinquième métacarpien est toujours plus voisine du zeugopode et plus dorsale que celle du deuxième. Le membre antérieur ainsi disposé est parfaitement adapté au vol ; il se déploie dans le plan horizontal, et une fois déployé il est abaissé rythmiquement par les contractions du grand pectoral qui causent ses battements. Mais l'adaptation des parties est tout autre que chez les Oiseaux, ce qui est en rapport avec un grand nombre de traits distinguant l'organisation mammalienne de celle d'un Sauropsidé.

Nous verrons plus loin à propos de la comparaison des Chiroptères et des Galéopithèques en quoi la main des premiers diffère de celle des Mammifères les plus rapprochés d'eux ; pour le moment, nous insisterons sur les différences qu'elle présente par rapport à celle des Oiseaux. Les rayons métacarpo-digitaux, réduits en nombre et immobilisés les uns par rapport aux autres chez les Oiseaux (soudure distale des métacarpiens), sont ici tous conservés, agrandis, parfaitement indépendants les uns des autres et doués d'une certaine mobilité. Mais ce qu'il y a de

plus curieux, c'est la manière dont la main est amenée à se trouver dans le plan horizontal. Il n'y a pas comme chez les Oiseaux un changement dans l'orientation des mouvements de la main qui passent du plan dorso-ventral de l'autopode au plan latéral, si bien qu'à la flexion et à l'extension abolies ont succédé d'uniques mouvements d'adduction et d'abduction. Chez les Chiroptères les mouvements d'extension et de flexion sont conservés, mais ils produisent un effet particulier à cause de la disposition des parties et notamment du mode d'articulation des quatre derniers métacarpiens qui se déploient en éventail. Le radius, préalablement proné, porte le carpe qui regarde en arrière, du côté dorsal et en bas et les quatre derniers rayons infléchis dans la même direction, si bien que, si nous supposons le bras ramené dans le plan parasagittal, l'animal marcherait sur le dos de sa main comme cela s'observe chez certains fouisseurs (Échidné, Fourmiliers). Toutefois à cause de l'obliquité spéciale de l'articulation carpo-métacarpienne et de celle des métacarpiens qui s'ensuit, le dos du métacarpe se présenterait obliquement au sol qu'il ne toucherait que par son bord radial, les derniers doigts, plus rapprochés de l'avant-bras, se trouvant ainsi quelque peu en l'air.

Au repos, l'aile reployée, l'humérus est collé au corps, les angles stylo-zeugopodique et zeugo-autopodique sont fermés, le poignet est abaissé ventralement au-dessous de l'épaule à cause de la torsion du condyle radial de l'humérus, et la membrane interdigitale, suivant la courbe dessinée par l'ensemble des différents doigts, enveloppe le corps comme d'un manteau.

Lorsque l'aile se déploie l'angle zeugo-autopodique s'ouvre sous l'influence d'un long muscle occipito-pollicial ou tenseur de la membrane alaire, qui, partant de la tête, va s'insérer à la base du premier métacarpien et se comporte comme le muscle tenseur de l'aile des Oiseaux. L'action de l'occipito-pollicial est continuée et augmentée par celle des extenseurs des doigts dont les tendons se réfléchissent sur le sommet du carpe, écartent les doigts et tendent ainsi la membrane alaire. Les fléchisseurs des doigts agissent comme antagonistes des premiers et, dans le vol, ils contribuent à maintenir en place les rayons contre les actions qui tendraient à les écarter ou à les renverser. Il n'y a donc pas là cette singularité d'action des muscles entépicondyliens des Oiseaux qui a donné lieu à tant de difficultés dans leur description. Seul, un muscle qui par sa situation du côté dorsal et son attache à l'ectépicondyle devrait être extenseur comme ses voisins d'insertion sur l'avant-bras, devient fléchisseur par la position de son attache sur la main, c'est le cubital postérieur. Ce muscle s'insère à la base du quatrième métacarpien, mais son tendon ne passe pas sous la

bride ligamenteuse du poignet et sur le sommet du carpe où il pourrait se réfléchir, il gagne directement son attache en traversant l'angle compris entre le radius et son métacarpien, de sorte qu'il contribue toujours à fermer cet angle ; il est devenu un fléchisseur. En somme l'angle cubital de la main qui, chez les Oiseaux, est formé par l'inclinaison du bord cubital de la main vers le plan du zeugopode est ici formé par le déploiement en éventail des métacarpiens, mais comme celui-ci ne peut se produire qu'avec un carpe conservé dans sa totalité et porté par un distum radial en pronation, on voit comment cette main utilise, dans son adaptation au vol, un caractère tout mammalien, celui de la pronation du radius.

Lorsque l'aile se replie, dans le repos, elle effectue une légère rotation sur l'axe longitudinal de l'humérus qui lui permet de s'orienter dans un plan parasagittal ou très voisin de cette position. Le poignet s'abaisse un peu et le premier doigt, grâce à l'orientation spéciale qu'il présente sur le carpe, se trouve placé dans le prolongement du poignet comme le sont les rayons digitaux des Mammifères marcheurs et sert comme ces derniers de point d'appui sur le sol ou de crampon pour s'y fixer.

Le mode de suspension de l'aile au tronc est aussi bien différent de celui des Oiseaux et caractérisé par le développement de la suspension musculaire opposé à la suspension squelettique observée chez ces derniers. Chez les Oiseaux, en effet, la ceinture thoracique est très étroitement liée au thorax par la fermeté de l'articulation scapulo-coracoïdienne, et de l'articulation coraco-sternale. En même temps l'omoplate étant rattachée à la portion vertébrale des côtes, immobile, par des muscles courts, incapables de lui imprimer un déplacement notable, le zono-thorax forme avec la colonne vertébrale une cage à peu près rigide qui porte tout le poids du corps. Celui-ci est comme suspendu entre les deux épaules par les muscles pectoraux qui s'appuient d'une part à la face ventrale du zono-thorax sur le sternum, d'autre part à la base de l'aile qui, elle-même, s'appuie sur l'air, de sorte que les muscles pectoraux constituent la seule liaison musculaire élastique entre le corps et son soutien. Chez les Chiroptères au contraire ces liaisons musculaires sont infiniment plus développées et, étant donné le faible rôle de la clavicule comme support du tronc en partant de l'omoplate (voir p. 288), on peut dire qu'il n'y a aucun lien squelettique entre l'omoplate et le tronc et que ce dernier n'est rattaché au scapulum — qui constitue en dernière analyse son seul support dans le vol — que par des liens musculaires. En effet, les muscles pectoraux portent à la fois le tronc par l'intermédiaire du sternum et des côtes et par celui de l'omoplate à laquelle tout le tronc est musculairement suspendu comme on l'a vu plus haut (p. 311).

Chez les Chiroptères en effet l'omoplate est très étroitement solidarisée avec l'humérus par le jeu des muscles sus- et sous-épineux et sous-scapulaire. Ces trois muscles appliquent énergiquement la tête humérale contre la cavité glénoïde et par là même font de l'humérus et de l'omoplate un seul tout, articulé il est vrai en un point, mais très solidement maintenu dans sa continuité. La cavité articulaire sur laquelle s'appuie le bras et par suite le corps lui-même n'est ni ventrale comme chez les Oiseaux (voy. fig. 78), ni dorsale comme chez les Mammifères marcheurs, elle est latérale, et fournie par la cupule ouverte en dehors de la cavité glénoïde, dont les bords supérieur et inférieur limitent alternativement le relèvement et l'abaissement du bras. Mais ces bords ne sont que faiblement développés et la résistance est fournie au bras surtout par l'étroite adhérence de la tête humérale pressée contre la cupule glénoïdienne par les trois muscles sus-indiqués. L'action du bras transmise ainsi à l'omoplate est portée par cette dernière sur tout le tronc lui-même par les divers muscles suspenseurs ; la liaison purement musculaire et élastique de l'épaule au tronc, si caractéristique des Mammifères, est donc portée ici à son maximum. Le grand développement des muscles autour de l'omoplate fait saillir fortement celle-ci sur la face dorsale et détermine la formation, entre les omoplates, d'une profonde dépression dans laquelle se loge une masse graisseuse, la prétendue glande hibernante, (fig. 186).

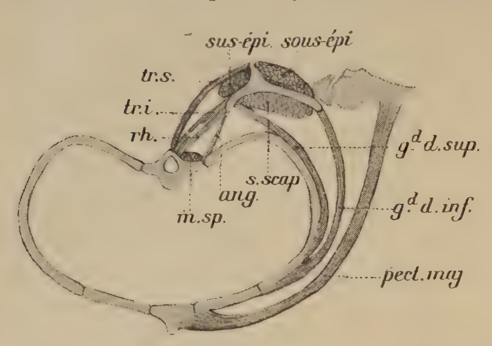


Fig. 185. — *Suspension du scapulum et de l'aile des Chiroptères. Coupe transversale dans laquelle les différents muscles sont supposés ramenés dans le même plan.* Schéma.

ang., angulaire ; — *gd d. inf.*, grand dentelé inférieur ; — *gd d. sup.*, grand dentelé supérieur ; — *m. sp.*, muscles spinaux ; — *pect. maj.*, grand pectoral ; — *rh.*, rhomboïde ; — *sous-épi.*, sous-épineux ; — *sus-épi.*, sus-épineux ; — *s. scap.*, sous-scapulaire ; — *tr. i.*, trapèze inférieur ; — *tr. s.*, trapèze supérieur.



Fig. 186. — *Ecorché* de Vesperugo noctula, *pour montrer la fosse glandulaire inter-scapulaire.*

f. gl., fosse glandulaire.

Membre postérieur. — Le membre postérieur des Chiroptères présente

une orientation bien différente de celui des autres Mammifères, mais qui a été longtemps méconnue, si bien que nombre de figures sont défectueuses, surtout parmi celles qui représentent le squelette vu de profil, avec ce membre dans la position habituelle aux Mammifères à membres dressés. L'orientation vraie, quoique déjà représentée antérieurement par P. Gervais (fig. 187), paraît avoir été bien décrite pour la première fois par Maisonneuve dans sa thèse sur le Murin (1878), et l'erreur consistant à représenter le membre postérieur dans la position de celui d'un Mammifère ordinaire plantigrade est encore répétée dans le volume de Bronn (Thierklassen, Mammalien, Atlas pl. VIII, fig. 1) postérieur à cette thèse.



Fig. 187. — *Rhinopome microphylle en position quadrupède*, d'après P. Gervais.

On pourrait exprimer le changement d'orientation en disant que le membre postérieur des Chiroptères présente par rapport à celui des autres Mammifères une torsion de 180°, puisque la face plantaire de son pied au lieu d'être tournée du côté dorsal (comme elle l'est chez ces derniers si l'on suppose le pied étendu et l'angle pédieux plus ou moins effacé), est au contraire tournée du côté ventral. Toutefois cette manière d'interpréter les choses prête à la critique à cause des significations multiples données au mot torsion, dans la question de l'homologie des membres, et ensuite parce que cette torsion résulterait ici de deux torsions successives de 90° chacune, effectuées l'une par le fémur sur le bassin, l'autre par le pied sur l'articulation tibio-tarsienne. Il vaut mieux s'exprimer autrement et dire, d'un mot qui représente plus simplement les choses, que le membre tout entier est passé dans le plan horizontal ou frontal suivant le mode des types rampants.

Le fémur est situé perpendiculairement au bassin et par conséquent transversalement, avec le genou en dehors et l'axe bicondylien vertical

ou dorso-ventral. Sa tête articulaire est donc devenue terminale bien qu'empiétant un peu sur la face d'extension de la diaphyse qui regarde ici en avant (cranialement) et un peu du côté ventral. Elle est flanquée du côté dorsal et du côté ventral par les deux trochanters subégaux. Le trochanter médial ou psoïque est placé sur le bord ventral de la diaphyse, le latéral ou glutéique sur son bord dorsal. Dans la figure 188, on a supposé un léger degré de rotation du fémur sur son axe longitudinal pour pouvoir représenter le trochanter latéral qui sans cela aurait été entièrement caché du côté dorsal. Le distum fémoral présente deux condyles peu saillants, dont l'axe de rotation (diamètre bicondylien) est perpendiculaire au plan de la figure, soit dorso-ventral.

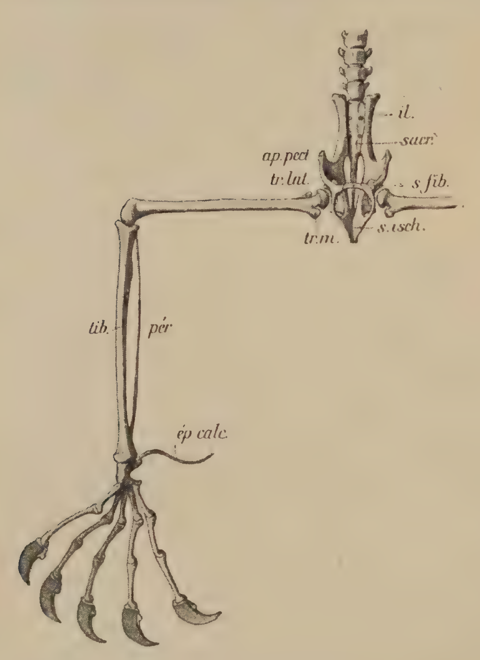


Fig. 188. — *Bassin et membre postérieur droit de* Pteropus Edvarsi *en place, vus par la face ventrale.*

ap. pect., apophyse pectinée ; — *ép. calc.*, éperon calcanéen ; — *il.*, ilion ; — *pér.*, péroné ; — *sacr.*, sacrum ; — *s. fib.*, symphyse fibreuse ; — *s. isch.*, suture ischiatique ; — *tib.*, tibia ; — *tr. lat.*, trochanter latéral ; — *tr. m.*, trochanter médial.

Le zeugopode est formé des deux os ordinaires, le tibia est bien développé, le péroné l'est beaucoup moins et l'on trouve tous les stades entre l'état où il est presque aussi fort que chez les types ordinaires et celui où il est représenté, sur une grande partie de sa longueur, par une tige fibreuse comme c'est le cas chez *Pteropus*. Mais alors, contrairement à ce qu'on observe chez les Oiseaux où la partie proximale du péroné est seule conservée, c'est ici la partie distale qui est osseuse et persiste dans le squelette préparé. Comme il arrive dans le type rampant, le plan du zeugopode est chez les Chauves-Souris parasagittal, le tibia étant placé sur le bord ventral le péroné sur le dorsal. En même temps il existe une légère torsion du plan du zeugopode sur son axe longitudinal, car le péroné n'est pas entièrement caché par le tibia comme il devrait l'être lorsqu'on regarde l'animal par la face ventrale, mais il se voit à la fois en arrière et un peu en dedans du tibia. Quoi qu'il en soit, cette légère torsion n'empêche pas le plan du zeugopode d'occuper la situation

parasagittale qui a été indiquée, et par suite la face d'extension de ce segment (sa face dorsale pour suivre la nomenclature employée à propos de l'archétype) regarde en dehors ou latéralement.

Le plan de l'autopode ayant en général la même orientation que celui du zeugopode qu'il continue, car son inclinaison sur le zeugopode, due à l'angle pédieux, ne change rien d'essentiel à l'orientation de leurs faces, le pied des Chauves-Souris devrait donc être placé de manière que sa face dorsale regarde en dehors, sa face ventrale en dedans. Mais dans cette situation il ne toucherait le sol que par son bord tibial, et par un seul rayon le gros orteil, ce qui n'est pas possible au point de vue fonctionnel. Il intervient alors un changement dans l'orientation du tarse qui se tord sur lui-même comme le montre la figure 189, à la suite de quoi la face d'extension du tarse qui aurait regardé exclusivement en dehors, si elle avait conservé l'orientation de sa partie proximale, regarde maintenant en dehors par son bord tibial, et en arrière (dorsalement), par son bord péronéal, tandis que la face ventrale ou plantaire s'est tournée du côté ventral. En même temps la ligne articulaire tarso-métatarsienne est disposée sur une ligne courbe, convexe du côté distal, et de telle façon que la base du premier et celle du cinquième métatarsien, sont à peu près dans le plan ventral du pied, celles des métatarsiens intermédiaires étant en recul sur les précédentes lorsqu'on regarde par la face ventrale.



Fig. 189. — *Pied gauche de* Pteropus Edw., *vu par la face ventrale.* *b. per.*, bord péronéal ; — *b. tib.*, bord tibial ; — *calc.*, calcaneum ; — I à V, premier à cinquième métatarsien.

L'ensemble du tarse et du métatarse est donc en définitive un massif tordu sur lui-même au voisinage immédiat de l'articulation avec le zeugopode, et présentant une face dorsale convexe, regardant en arrière, dorsalement, une face ventrale concave tournée en avant. Cette torsion du pied amène la face plantaire de ce dernier en contact avec le sol ou avec les supports auxquels s'accroche l'animal, contact indispensable aussi bien pour la marche que pour la suspension. C'est un moyen d'adapter à sa fonction le pied du membre rampant. Mais on voit que le moyen employé ici est tout autre que celui adopté chez les Sauriens.

Le pied des Chiroptères est construit absolument sur le type mammalien et possède les mêmes os. Toutefois la suspension y apporte une légère modification, portée à son maximum chez les *Pteropus* où la

suspension est la plus parfaite qui soit, ces animaux s'accrochant à des branches de petit diamètre auxquelles ils se suspendent par leurs doigts seulement qui les entourent en forme de crochets, tandis que les Chiroptères qui vivent dans les cavernes, s'accrochent en général à des saillies très irrégulières de forme, ou même à des fentes, et qu'ils n'entourent point de leurs doigts comme le font les Roussettes. Chez ces dernières l'axe du pied prolonge directement celui de la jambe, et l'articulation tibio-tarsienne au lieu d'être située sur la face dorsale du pied est au contraire sur sa partie proximale perpendiculairement au grand axe de l'autopode (fig. 188). Dans ce cas la tubérosité calcanéenne, au lieu d'être dirigée en arrière comme dans les Mammifères ordinaires, est dirigée presque transversalement en dedans. Mais c'est un cas extrême, conséquence de l'adaptation parfaite à la suspension et qui doit être d'autre part peu favorable à la marche sur le sol. Dans la plupart des autres Chiroptères l'axe du pied n'est plus autant sur le prolongement direct de celui de la jambe, et il fait avec lui un angle très ouvert (fig. 190), mais suffisant cependant pour que l'articulation tibio-tarsienne soit entièrement reportée sur la face dorsale du pied qui reprend la forme mammalienne avec tous ses traits, y compris la direction en arrière du talon. Ce dernier porte en outre un prolongement cartilagineux ou osseux, parfois très développé (fig. 193), qui soutient le bord de l'uropatagium, et qui, conservé sur les squelettes, souligne la position inaccoutumée du calcanéum placé, contrairement à la règle, au bord interne — et dorsal faut-il ajouter — du pied.

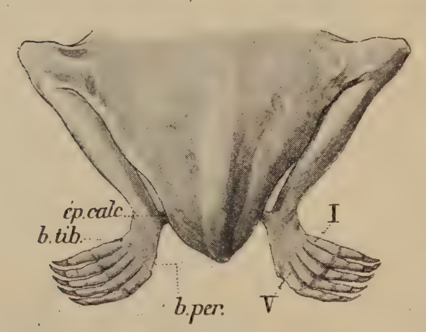


Fig. 190. — *Extrémité postérieure du tronc et membres postérieurs* de Vesperugo noctula, *vus de dos.*

b. per., bord péronéal; — *b. tib.*, bord tibial; — *ép. calc.*, éperon calcanéen ; — I, V, premier, cinquième métatarsiens.

Ainsi, légèrement incliné sur la jambe, le pied se dirige maintenant en arrière (caudalement), et un peu en dehors, cette dernière direction mesurant justement son degré d'inclinaison sur la jambe. Les doigts ne continuent point la direction des métatarsiens, mais leur première phalange relève son distum du côté dorsal, en faisant avec le métatarsien un angle plus ou moins marqué (fig. 189). La deuxième phalange au gros orteil, la deuxième et la troisième aux autres doigts se dirigent en sens inverse de la première et se rapprochent du plan ventral ou du sol, si bien que l'ensemble des doigts forme comme une voûte à concavité ventrale

s'appuyant sur le sol par l'extrémité des griffes et par la base des premières phalanges, ou mieux par l'articulation métacarpo-phalangée. Celle-ci constitue la partie postérieure de l'appui plantaire ou si l'on veut, dans le sens vulgaire du mot, comme le talon dans la marche. Le pied s'appuie donc sur son support par les doigts seulement, il est digitigrade et non plantigrade comme s'obstine à le dire Maisonneuve après de Blainville qui avait d'ailleurs méconnu la vraie orientation du membre postérieur et avait fait représenter les Chiroptères en quadrupèdes à membres dressés, erreur suivie par bien d'autres. L'inclinaison de l'axe du pied sur la jambe marque le degré de perfection que peut atteindre la marche sur le sol. Elle est assez prononcée chez les Chiroptères qui courent avec une grande agilité. Chez ces animaux elle atteint presque un angle droit.

Dans la marche et aussi dans la suspension, le fémur n'est pas absolument horizontal, mais relevé dorsalement, avec le genou saillant en haut et placé un peu en arrière du diamètre bi-acétabulaire. La jambe offre alors un peu l'aspect de la patte postérieure de la Sauterelle, dont la cuisse, relevée en haut, est en même temps dirigée en arrière (fig. 187).

L'orientation particulière du membre postérieur retentit naturellement sur la structure du bassin. Ce qui frappe le plus tout d'abord, c'est la direction de la cavité cotyloïde qui, au lieu de regarder en bas, regarde en haut comme le montre nettement la figure 191. Cette direction tient à ce que le bord dorsal de la cavité cotyloïde n'ayant plus à supporter la plus grande partie du poids du corps ne s'est pas développé dans la même mesure qu'ailleurs. En même temps la tête fémorale moins recouverte par ce bord cotyloïdien peut effectuer un plus grand déplacement angulaire du côté dorsal, d'où le relèvement du genou souvent observé. En dehors de cela, la cavité cotyloïde présente sa disposition habituelle sur la face latérale du bassin ; elle est pourvue d'une large incisure tournée comme d'ordinaire en arrière et en bas ; son bord antérieur est cependant beaucoup plus saillant que d'habitude (fig. 191 et 192). Cette saillie est due à sa fonction, c'est en effet ce bord qui reçoit et maintient la tête fémorale appliquée contre lui avec force par la contraction des muscles de la suspension, comme on le verra plus loin.

L'ilion, allongé, est très incliné sur la colonne vertébrale à laquelle il est presque parallèle. Il s'articule solidement avec elle (fig. 191). Le pubis, assez fort, ne forme pas de symphyse osseuse avec son similaire auquel il est relié simplement par une arcade fibreuse. Sa portion osseuse reste limitée aux bords antérieur et latéral de la cavité pelvienne et se continue en arrière avec la branche ascendante de l'ischion, en dessinant un large trou obturateur. Il présente une apophyse pec

tinée très saillante très rapprochée de l'ilion, comme on le voit bien sur les figures 191 et 192, et qui forme, avec le bord ventral de cet os, une gouttière conduisant la masse musculaire du psoas iliaque jusque sur le trochanter interne ou ventral.

La symphyse pubienne est formée simplement de fibro-cartilage ou de tissu fibreux. Sa disposition varie du reste dans les diverses espèces, et, suivant le sexe, dans un même type. L'ischion continue la direction de l'ilion et se trouve par conséquent à peu près parallèle à la colonne vertébrale. Il est plus ou moins développé et peut se souder avec la

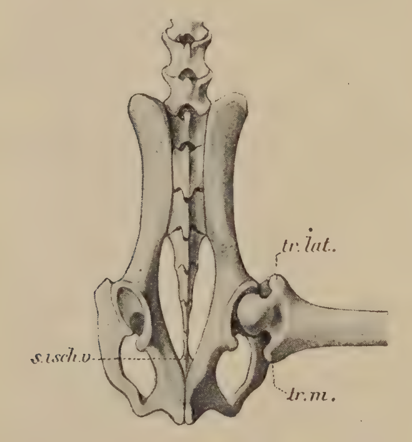


Fig. 191. — *Bassin de* Pteropus Edw., *vu par la face dorsale.*

s. isch. v., suture ischio-vertébrale ; — *tr. lat.*, trochanter latéral ; — *tr. m.*, trochanter médial.

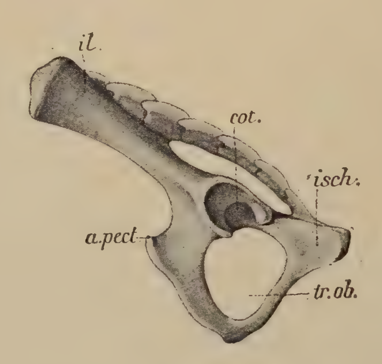


Fig. 192. — *Bassin de* Pteropus Edw., *vu par le côté gauche.*

a. pect., apophyse pectinée ; — *cot.*, cotyle ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *tr. ob.*, trou obturateur.

colonne vertébrale ou, en l'absence de queue, avec son similaire du côté opposé (*Pteropus* fig. 191). Le bassin offre dans les divers Chiroptères des différences qui se lient sans doute aux différents genres de vie de ces animaux. Les Roussettes ont un bassin plus spécial, plus éloigné de celui des Mammifères quadrupèdes et que caractérise bien la soudure des ischions et l'écartement des pubis osseux. Les Chauves-Souris européennes, et particulièrement *Vespertilio*, qui se servent plus activement de leurs membres postérieurs pour marcher ou même pour courir sur le sol, ont un bassin plus voisin du type quadrupède. Il y a là quelque chose d'analogue à ce que nous avons vu pour l'articulation tibio-tarsienne si influencée par le mode de suspension.

La position moyenne du membre postérieur est celle qui est représentée dans la figure 188, c'est-à-dire avec le fémur transversal et le genou en dehors. C'est l'attitude que garde le membre dans la suspen-

sion. Il ne faudrait pas croire en effet que dans celle-ci l'angle stylo-zeugopodique s'ouvre largement de manière à mettre la jambe dans le prolongement du fémur qui serait lui-même ramené parallèlement à l'axe du corps, le membre étant étendu à son maximum. L'observation des individus vivants montre que dans cette attitude le fémur est bien transversal. Le genou peut, il est vrai, être un peu saillant du côté dorsal, mais cela ne change rien d'essentiel à la direction du fémur qui n'est jamais tiré en arrière, comme celui d'une Grenouille au moment du saut, et qui garde son orientation transversale. L'observation du squelette permet aussi de s'en assurer, car le condyle fémoral ne serait pas placé en partie sur la face d'extension comme il l'est, mais bien sur celle de flexion, si le plus grand déplacement possible de l'os était dirigé du côté caudal, et vers la ligne médiane, vers lesquels la face de flexion est tournée. De même le distum fémoral montrerait sur son extrémité une large facette articulaire pour entrer en contact avec le plateau tibial au moment de l'ouverture de l'angle poplité, or il n'y a absolument rien de pareil et la gouttière rotulienne est elle-même fort peu développée.

D'ailleurs cette attitude moyenne employée pendant la suspension est aussi celle qui peut le mieux servir de point de départ aux mouvements de la marche, il est donc tout naturel qu'elle soit réalisée, bien qu'elle exige pour la suspension le concours incessant des muscles chargés de ce rôle, alors qu'il semblerait moins coûteux, la jambe étant étendue, d'attribuer tout l'effort de la suspension aux ligaments articulaires de la hanche. Mais le passage de la position de suspension à celle de locomotion nécessiterait un énorme déplacement du membre qui ne paraît se réaliser dans aucun des différents types de membres connus, et la dépense musculaire minime d'une simple contraction tonique a été préférée.

La disposition des muscles présente naturellement quelques particularités en rapport avec la topographie du squelette.

Les principaux muscles de la suspension que nous examinerons d'abord sont les muscles psoas et iliaque, très développés, et pour ainsi dire dédoublés (Maisonneuve) en un psoas iliaque interne, et un p. i. externe, qui s'insèrent tous deux à la colonne lombaire et à la face iliaque de l'ilion — le dernier naturellement plus en dehors — et viennent s'attacher, le premier au trochanter médial, le second un peu en dessous et en dehors de celui-ci. Ils sont aidés dans leur fonction par la partie des fibres du fessier superficiel placée en avant de l'acétabulum et qui vont s'insérer au trochanter latéral et au fémur. Toutes ces fibres (psoas-iliaques et fibres craniales du fessier superficiel), sont en même temps

protractrices du fémur dans la marche, lorsque le membre est au lever.

Les autres muscles de la racine du membre présentent comme dans les membres rampants un groupement horizontal bien marqué. Mais ici le transport du membre du côté dorsal (direction dorsale de l'acétabulum, rapprochement de l'ischion vers la colonne vertébrale), font que le groupement musculaire se dispose du côté dorsal, le grand fessier s'étalant sur le dos depuis la ligne médiane sacrée, les muscles de la tubérosité sciatique se trouvant ramenés à peu près au même niveau par la position élevée de l'ischion, et ceux de la symphyse (m. droit interne et adducteurs), étant aussi rapprochés du côté dorsal par l'écartement des pubis. Certains muscles (biceps, couturier, grand adducteur), paraissent manquer chez le Murin (MAISONNEUVE) mais les autres existent, bien que peu développés, ce qui n'a rien d'étonnant étant donnée la position moyenne du membre et la faible étendue des mouvements du genou. Dans la marche, au lever du membre, le genou est légèrement relevé par le grand fessier, tandis qu'il est protracté par le psoas-iliaque, par le droit antérieur du triceps, et par la portion préacétabulaire des adducteurs. Il est ensuite rétracté par le caudo-fémoral, les adducteurs placés en arrière de l'acétabulum, le demi-tendineux et le demi-membraneux. Le droit interne ou grêle, à cause de son attache très ventrale sur le bassin paraît surtout agir pour empêcher le genou d'être trop relevé du côté dorsal.

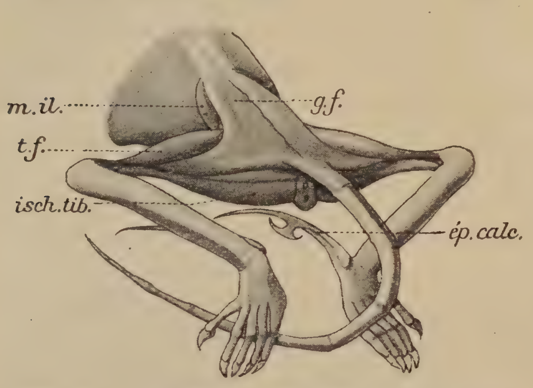


FIG. 193. — *Écorché de* Vesperugo noctula, *pour montrer l'horizontalité des membres postérieurs.*

ép. calc., éperon calcanéen ; — *g. f.*, grand fessier ; — *isch. tib.*, ischio-tibiaux ; — *m. il.*, muscle iliaqué ; — *t. f.*, tenseur du fascia lata.

La rétraction de la cuisse achevée et le fémur étant maintenu en place, le pied intervient alors pour produire la poussée. Celle-ci est obtenue comme chez tous les Mammifères par l'action des jumeaux qui redressent sur la jambe le pied légèrement écarté en dehors, soit par l'action de ses extenseurs, soit aussi d'une manière passive par la résistance qu'il éprouve, à cause de son application sur le sol, à suivre le recul du genou causé par les rétracteurs. L'action des jumeaux est

corroborée par celle des fléchisseurs des doigts qui, maintenus par la gaine tarsienne, tendent déjà à redresser l'axe du pied écarté de celui du zeugopode, avant même d'exercer leur action sur les phalanges. La marche s'effectue donc ainsi : les psoas iliaques aidés du grand fessier, du droit antérieur et de faisceaux musculaires appartenant à d'autres muscles, soulèvent légèrement le genou qui se ferme un peu tandis qu'il est poussé en avant. Les extenseurs des orteils et le jambier antérieur écartent un peu l'axe du pied de celui du zeugopode. Le membre se pose sur le sol et la progression commence causée à la fois par la rétraction du genou (caudo-fémoral, demi-tendineux, etc.), et par le redressement de l'axe du pied (jumeaux, fléchisseurs).

Chiroptères et Mammifères à parachute. — Pour compléter cette étude et pour faire ressortir mieux encore les caractères très spéciaux des Chiroptères, il est bon de les comparer à un Mammifère à parachute, en particulier au Galéopithèque, le plus richement pourvu sous ce rapport et qui offre en outre l'avantage d'être voisin des Chiroptères par nombre de points. C'est un insectivore comme la plupart des Chauves-Souris et il réunit en même temps, avec les traits des animaux de ce groupe, un certain nombre de caractères des Chiroptères (développement énorme du patagium, atrophie très marquée du cubitus et pronation par torsion du radius, cavité cotyloïde regardant un peu en haut ; un seul petit, qui passe les premiers temps de sa vie extra-utérine attaché à la poitrine de sa mère comme chez les Chauve-Souris).

Mais à côté de ces ressemblances, très réelles, dont l'explication n'est pas difficile à donner, il existe des différences si tranchées qu'il n'est pas possible de rapprocher ces animaux les uns des autres et d'établir entre eux le moindre lien génétique. L'impossibilité de passer d'un Mammifère à parachute à un Mammifère volant, bien sentie il y a longtemps par Vicq d'Azyr (*Œuvres*, t. IV, p. 311-312), ressortira nettement de notre examen.

La figure 194 représente un squelette de Galéopithèque « monté en Chiroptère » si l'on peut ainsi parler, c'est-à-dire avec ses membres étalés le plus possible dans le plan horizontal. Pour plus de simplicité on n'a pas figuré le sternum ni la partie ventrale du bassin qui n'ont d'ailleurs aucune importance dans la discussion, pour le moment du moins.

L'attitude paraît assez naturelle au premier abord et le squelette est évidemment monté avec goût, mais avec quel peu de souci des connexions ! Le scapulum est dans une position absolument fautive, il est beaucoup trop reculé, beaucoup trop écarté du thorax, et son bord

spinal est dirigé presque verticalement de haut en bas. Que deviendraient, dans une situation pareille, les muscles fixateurs de l'épaule ? Les rhomboïdes et le trapèze auraient une largeur et une laxité absolument inconnues ; l'angulaire de l'omoplate devrait avoir une longueur extraordinaire. On dira peut-être que le scapulum des Chiroptères est souvent représenté aussi écarté que cela du thorax, mais sa situation est toute différente (voy. p. 288). En effet il est situé sur la face dorsale du thorax dans le plan frontal, et non

FIG. 194. — *Squelette de Galéopithèque volant (pièces ventrales du tronc non figurées).*

pas sur les côtés de la poitrine ; l'écartement qui existe entre le thorax

et lui résulte simplement de l'épaisseur des muscles interposés entre eux (sous-scapulaire, dentelé), mais le bord spinal est bien parallèle à l'épine, les rhomboïdes, le trapèze, l'angulaire sont dans leurs proportions habituelles et ne seraient point soumis à des distensions inattendues.

En somme le monteur du squelette a mis l'omoplate comme il le fallait pour permettre au bras de s'étaler dans le plan horizontal, mais il est bien évident que cette position du scapulum n'est jamais réalisée dans la vie. Cet os a en effet une situation parasagittale, comme dans les Mammifères quadrupèdes ; le thorax est caréné, au moins dans sa partie antérieure en rapport avec l'omoplate, et non pas globuleux ou en tonneau comme chez les Chiroptères. Seule sa partie postérieure est élargie, les côtes étant aplaties et peu recourbées ventralement, mais cela ne s'observe que pour les fausses côtes, de sorte que l'ensemble du thorax rappelle un peu celui des Reptiles dans lequel la portion antérieure ou sternale est carénée, les côtes libres étant presque horizontales, disposition exagérée encore chez le Dragon volant par l'allongement en dehors des côtes libres qui soutiennent le parachute ou les parois latérales du corps distendues si la description d'Abel est exacte. Il se pourrait que chez le Galéopithèque l'horizontalité des dernières côtes soit aussi en rapport avec le soutien du patagium. Le scapulum étant parasagittal, sa cavité glénoïde regarde en bas et un peu en arrière, et reçoit la tête articulaire humérale, placée sur la face dorsale ou d'extension de l'humérus, comme dans les Quadrupèdes. Cette tête, très saillante, comme chez les Singes, permet à cause de cela des mouvements étendus de l'humérus et notamment l'écartement du bras en dehors, dans la direction du plan horizontal. Il n'est pas besoin pour y arriver d'imprimer au scapulum, les déplacements extraordinaires indiqués dans la figure 194, mais il faut ajouter aussi que l'écartement des bras n'atteint pas sans doute le degré qu'il montre dans ce squelette.

Le diamètre bitrochléen a la direction de celui des Quadrupèdes, il est transversal. Le bras est beaucoup moins long que chez les Chiroptères (comp. fig. 194 et 182).

L'avant-bras est au contraire fort long, bien que n'atteignant pas les dimensions relatives de celui des Chiroptères. Il est composé des deux os ordinaires, mais le radius est le plus fort, le cubitus, très réduit, se termine comme chez les Chauves-Souris par un filament osseux qui se fusionne aussi avec le radius. Ce dernier a subi, comme chez les Chiroptères, une torsion pronatoire qui met la paume de la main contre les supports. Il y a donc de très grandes ressemblances entre le zeugopode des deux types, mais il y a aussi une différence profonde qui se

rapporte à la disposition parasagittale du membre chez le Galéopithèque. C'est le fait que le cubitus n'a pas subi au coude l'atrophie qu'il montre chez les Chiroptères, mais a conservé sa forme ordinaire, présentant un olécrane et une apophyse ventrale qui embrassent étroitement le condyle articulaire de l'humérus (fig. 195). Ce condyle ne présente pas d'ailleurs le grand développement qu'il offre chez les Chiroptères et ne forme point un cylindre volumineux sur lequel roule l'articulation de l'avant-bras, sans l'enserrer étroitement comme elle le fait chez les Quadrupèdes. Ici le coude est comme chez ces derniers un ginglyme serré, grâce aux deux mors de la tenaille formés par l'olécrane et par le bec ventral du cubitus. En un mot le coude est celui d'un membre parasagittal. Si le cubitus s'est atrophié, peut-être faut-il le rapporter à la nécessité d'éviter un certain degré de supination possible, s'il avait été conservé comme dans les Singes et les Lémuriens, qui offrent avec le Galéopithèque plus d'une ressemblance. La supination aurait permis un redressement dans le plan vertical du bord radial de la main qui donne insertion au parachute, et cela aurait gêné l'emploi de ce dernier, exactement comme ce même mouvement, relevant le bord cranial de l'aile aurait empêché le vol des Oiseaux et des Chauves-Souris, s'il avait pu se produire chez eux, ainsi que l'a fait remarquer Cuvier.

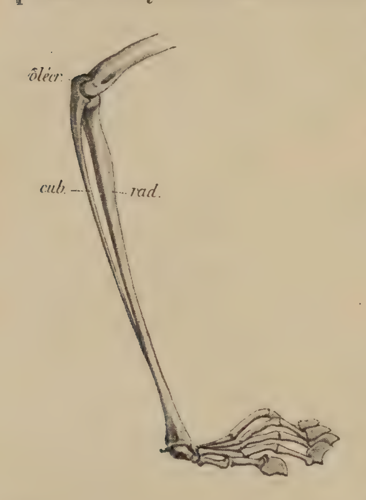


Fig. 195. — *Membre antérieur gauche de Galéopithèque, vu par sa face interne*, d'après de Blainville. *cub.*, cubitus ; — *olécr.*, olécrane ; — *rad.*, radius.

Quand au membre postérieur, il est également tout parasagittal, et si la direction un peu dorsale de l'acétabulum favorise l'écartement du fémur, utilisé dans la tension du parachute, le membre ne présente, en dehors de ce trait, aucun caractère chiroptéral dans son squelette.

Le bassin a une symphyse pubienne comme chez les Quadrupèdes (fig. 196), car, comme chez eux, l'effort des membres postérieurs s'exerce dans deux sens, dans le sens antéro-postérieur où il est soutenu par l'ilion articulé avec le sacrum, et dans le sens transversal où il est appuyé sur la symphyse. Chez les Chiroptères au contraire, l'effort est tout entier reporté sur la partie dorsale du bassin orientée longitudinalement et souvent fixée à ses deux extrémités par soudure des ischions entre eux ou à la colonne vertébrale (fig. 191).

Le fémur n'a point la symétrie presque parfaite qu'il présente chez

les Chiroptères où le proximum et le distum sont dans un même plan, où la tête proximale est presque terminale et flanquée de deux trochanters subégaux et placés au même niveau. Chez le Galéopithèque la tête fémorale est située sur le bord interne du fémur comme chez les Quadrupèdes, les deux trochanters ne sont point à la même hauteur. Le trochanter médial est situé plus bas sur la diaphyse que le troch. latéral. Il se rapproche en même temps de la face de flexion du fémur. Au delà du trochanter médial, mais sur le bord externe du fémur, se trouve une légère élevure répondant au troisième trochanter et qui est

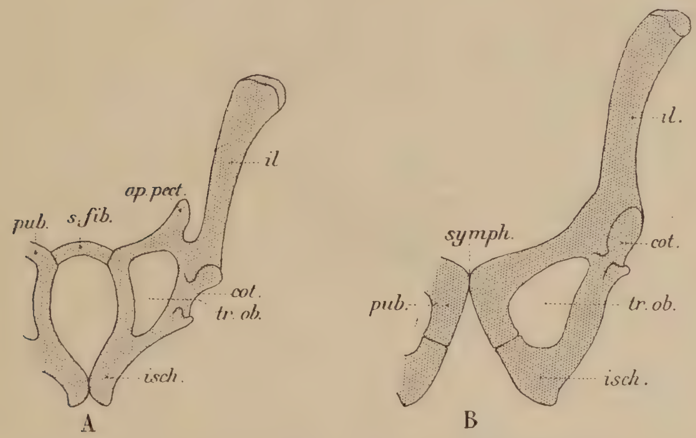


Fig. 196. — *Bassins de* Pteropus Edw. (A) *et de* Galéopithèque (B), *vus par le détroit postérieur pour montrer la symphyse.*

ap. pect., apophyse pectinée ; — *cot.*, cotyle ; — *il.*, ilion ; — *isch.*, ischion ; — *pub.*, pubis ; — *symph.*, symphyse ; — *s. fib.*, symphyse fibreuse ; — *tr. ob.*, trou obturateur.

située à peu près aussi loin du petit trochanter que celui-ci l'est du grand (ces détails ne sont pas visibles dans la fig. 194). La masse musculaire répondant au tenseur du fascia lata et au grand fessier s'attache à ce troisième trochanter, tandis que le reste de cette masse, répondant au fémoro-coccygien, s'insère à la face ventrale du fémur jusqu'à son tiers distal. Cette masse musculaire joue un rôle important dans l'écartement latéral du fémur nécessaire pour tendre le parachute. Le diamètre bicondylien n'est jamais vertical, même lorsque le fémur est horizontal, ce qui le distingue nettement de celui des Chauves-Souris.

Enfin la jambe et le pied montrent les caractères qu'ils ont dans les membres dressés. Le péroné est très grêle, mais complet ; le pied, muni d'un talon prononcé, dirigé en arrière, forme avec la jambe un angle pédieux contenu dans le même plan que l'angle stylo-zeugopodique

comme chez les Quadrupèdes et il n'y a pas la moindre trace de la torsion observée chez les Chiroptères.

Patagium. — Le patagium est tout autrement constitué chez les Galéopithèques que chez les Chauves-Souris. Il est formé par un repli de peau gardant tous les caractères de la peau ordinaire, c'est-à-dire son épaisseur et ses poils. Il est donc relativement lourd, d'autant plus qu'il est muni, entre ses deux couches dorsale et ventrale, de faisceaux musculaires éparpillés dans toute son étendue, plus serrés sur son bord, et qui l'alourdissent encore. La forme de la surface de sustentation qu'il constitue est aussi tout à fait différente de celle des Chiroptères. Cette dernière est surtout étendue dans le sens transversal (fig. 197). Le corps de l'animal est court relativement à la largeur des



Fig. 197. — Nyctère de la Thébaïde *en position de vol, face ventrale*, d'après P. Gervais.

ailes qui, déployées, étendent beaucoup la membrane alaire en dehors, mais non en arrière, de manière à ne guère dépasser dans ce sens le genou, alors que chez le Galéopithèque le patagium se prolonge jusque sur la queue et sur les pieds, très en arrière du genou. L'aile des Chauves-Souris, comme celle des Oiseaux et de tous les appareils volants, est donc une surface très étendue transversalement, se continuant de part et d'autre du centre de gravité ou du centre de carène, ne se continuant jamais avec la même largeur, jusqu'à la partie postérieure de l'animal ou de l'appareil. Les choses sont en effet ainsi disposées chez les Oiseaux, les Chiroptères et dans les aéroplanes ; tandis que chez le Galéopithèque la surface portante est aussi large en arrière qu'en avant et s'étend aussi loin que possible le long du corps. Aussi, en réfléchissant à cette particularité, on est amené à voir que le prétendu parachute de ces ani-

maux agit beaucoup plus comme un couple de plans de glissement que comme un véritable parachute. Un parachute est un instrument à symétrie radiaire qui soutient un corps dans l'air sans imprimer aucune direction spéciale à sa chute qui est guidée par la pesanteur et par les mouvements de l'atmosphère. Au contraire les plans cutanés latéraux des Mammifères qui les possèdent ne peuvent agir que dans une direction donnée, celle qui vient à l'animal de sa propre impulsion, du saut qu'il fait en se servant de ses membres dressés. Ce sont des glisseurs



FIG. 198. — *Galeopithecus volans*, d'après W. HAACKE.

qui soutiennent le corps dans l'air et lui permettent de faire un bond beaucoup plus considérable que s'ils n'étaient pas, mais leur fonctionnement même est nécessairement lié à l'orientation dressée des membres, qui permet seule le saut. Loin d'être une adaptation tendant à l'établissement du vol, leur présence est un obstacle même à ce dernier puisqu'il suppose une orientation des membres incompatible avec le vol.

Formes intermédiaires. — Les Chiroptères sont donc une forme très particulière que l'on ne peut aucunement faire dériver des Galéopithèques par des transitions graduelles. Le vol n'a pu s'installer chez eux que par suite de l'orientation toute spéciale de leur membre antérieur, y compris le scapulum, et de la transformation de la main. Seule la position frontale du scapulum avec l'orientation latérale de sa cavité glénoïde permettait aux mouvements du bras du côté dorsal et du côté ventral, qui constituent le vol, de se produire dans les conditions ordinaires de l'action des muscles qui en sont chargés, et sans imposer à ces muscles un relâchement et une contraction successifs exagérés, comme

cela aurait dû arriver forcément si le membre avait été obligé de passer d'une orientation parasagittale, qui est celle des Quadrupèdes, à l'orientation horizontale des voiliers.

Cette orientation nouvelle du membre antérieur et du scapulum n'a pu évidemment se produire que chez l'embryon, au moment où l'accroissement différentiel des ébauches semblables est si facile et peut se produire à la fois sur les diverses ébauches en présence, ici notamment sur celle du thorax comme sur celle de la ceinture.

De même que l'adaptation au vol des principales pièces du squelette s'est accomplie sur des appareils du type mammifère, de même aussi celle des pièces de moindre importance s'est conformée aux nécessités imposées par la structure de ce type. L'absence de plumes a forcé à recourir à l'emploi d'un patagium et celui-ci a déterminé l'énorme accroissement de la main dont certains rayons deviennent aussi longs que le corps lui-même. En même temps la constitution ordinaire du pelvis et de la colonne vertébrale en avant de lui chez les Mammifères a probablement imposé l'orientation et le faible développement des membres postérieurs. En effet un animal volant a tout avantage à être bipède comme les Oiseaux, pour ne point exposer ses ailes à des contacts avec le sol, contacts dangereux pour elles. Mais on a vu que cette bipédie exige chez les Oiseaux un vaste bassin uni à une longue étendue de colonne vertébrale, des membres postérieurs bien musclés et relativement lourds. Un bassin pareil pourrait-il se rencontrer chez les Mammifères. C'est peu probable, car on observe toujours chez eux un bassin relativement réduit, précédé d'une colonne lombaire libre, ou d'une portion de colonne dorsale plus ou moins libre parce qu'elle ne porte que des fausses côtes. En outre le chiropatagium des Chauves-Souris, est moins favorable au vol que les rémiges, il est moins élastique et moins résistant qu'elles, il ne se prête pas aussi bien qu'elles au relèvement de l'aile. Permettrait-il d'enlever l'excédent de poids résultant de membres postérieurs bien musclés ? L'arrangement des membres postérieurs tel que nous l'avons vu supprime ces difficultés. Il se concilie en même temps avec l'attitude de repos de ces animaux (suspension à de minces branches d'arbres ou à des parois de rochers verticales ou obliques). En effet la direction ventrale de la face plantaire du pied, si facilement obtenue dans le membre horizontal, fait que l'animal, suspendu contre un rocher par exemple, est en contact avec ce dernier par sa face ventrale, d'où libre déploiement de l'aile au moment de l'abandon de l'appui, ce qui n'arriverait pas le membre étant parasagittal, parce qu'alors la face plantaire du pied serait tournée dorsalement et que la préhension du support devrait se faire du côté de la face

dorsale du tronc, appliquant cette dernière contre la paroi. On pourrait objecter là contre que chez *Pteropus*, d'après certaines figures du moins, dans la suspension les deux pieds peuvent être tournés en sens inverse, l'un avec sa plante en avant, l'autre avec sa plante en arrière de manière à embrasser entièrement la branche qui les supporte. Mais cette disposition ne contredit pas ce que nous avons dit plus haut, parce qu'elle est obtenue facilement à l'aide d'une légère torsion en sens inverse de chaque jambe sur son axe longitudinal, torsion qui suffit à permettre à chaque pied d'aborder la branche de support par une face diamétralement opposée à l'autre, car le support est de diamètre assez étroit pour que chaque jambe puisse se placer de part et d'autre de lui. Toutes les fois que le support est une surface, seule la suspension ventrale peut être réalisée.

Peut-on assigner un ordre à la série des changements qui se sont produits pour passer d'un Mammifère ordinaire à un Chiroptère ? Peut-on distinguer parmi tous les appareils intéressés celui qui aurait été modifié le premier et dont la modification aurait entraîné tous les autres ? Rien en tout cas ne permet de le penser et aussi bien les données paléontologiques que celles de la zoologie ne nous fournissent aucun type transitionnel, car il est bien évident que le Galéopithèque ne peut plus passer pour tel. Il est très probable que tous ces changements ont été simultanés, que la nature partant d'ébauches mammaliennes ordinaires a infléchi simultanément l'accroissement d'un certain nombre d'entre elles, vraisemblablement même de toutes (mais nous ne connaissons pas encore assez parfaitement la structure des Chiroptères pour nous en apercevoir), de manière à en faire un type nouveau qui s'est montré pourvu d'emblée des dispositions des différentes parties ou appareils capables de le faire vivre et se perpétuer, en même temps que des instincts appropriés à ce genre de vie.

Dans ce type nouvellement formé bien des modifications secondaires ont pu apparaître ultérieurement par le jeu des milieux, de la lutte, de l'usage et du non usage des parties, mais elles n'ont porté que sur les traits particuliers, sans atteindre profondément la nature de ces êtres qui reste soumise aux grandes corrélations essentielles sus-indiquées. Ces modifications secondaires sont cependant assez marquées pour avoir permis de distinguer dans ce groupe au moins 60 genres et plus de 600 espèces.

Article V. — Homme

L'Homme est un Mammifère vertical. Cette attitude très particulière, qui n'a que des rapports éloignés avec les divers cas de bipédie

envisagés jusqu'ici, en fait un type indépendant, et aussi isolé en réalité de ses prétendus voisins que les Mammifères volants ou pisciformes le sont des Mammifères ordinaires. Toutefois, comme un grand nombre de ses caractères anatomiques se rapprochent beaucoup de ceux des Primates, il paraît beaucoup plus voisin de ces derniers que ne le sont des Mammifères généralisés les divers types sus-indiqués. Mais, lorsqu'on réfléchit à la formule très spéciale de l'accroissement relatif des parties exigée par sa structure, il apparaît aussi nettement séparé que nous l'avons dit et son appareil locomoteur s'accorde entièrement avec son développement cérébral et psychique pour en faire un type vraiment à part.

Membre antérieur. — On a déjà vu les caractéristiques spéciales du scapulum : orientation frontale, épine presque transversale et non fortement oblique comme dans les Anthropoïdes, cavité glénoïde regardant en dehors. Le bras est orienté dans un plan parasagittal comme chez les Quadrupèdes, mais il présente quelques particularités importantes en rapport avec ses fonctions. La tête articulaire de l'humérus est placée entièrement sur le bord interne de l'os, empiétant également sur ses faces antérieure ou ventrale et postérieure ou dorsale, contrairement à ce que l'on observe chez les Anthropoïdes ou cette tête est située plutôt sur la face dorsale, de manière à recevoir et à porter la cavité glénoïde, à supporter par suite le tronc, comme dans les Quadrupèdes. Sans doute la tête articulaire des Anthropomorphes envahit aussi le bord interne, et cela est forcé, à cause des mouvements étendus du bras, mais elle ne perd pas ses relations principales avec la face postérieure de l'humérus. En somme, tandis que chez les Anthropomorphes l'humérus et le scapulum sont dans les relations habituelles des Quadrupèdes, le scapulum et l'humérus étant plus ou moins dans un plan parasagittal, l'angle zono-stylique fonctionnant comme angle à ressort dans l'appui sur le membre antérieur, chez l'Homme ces deux os ne sont plus dans le même plan. L'omoplate est devenue frontale, et pendant qu'elle effectuait ce mouvement, l'humérus se déplaçait simultanément sur elle, présentant successivement à sa cavité glénoïde sa face dorsale puis le bord médial de cette dernière et enfin son bord médial sur lequel s'est formée la tête articulaire. Ce déplacement des deux pièces scapulaire et humérale est extrêmement important. Il se comprend aisément par la comparaison des formes quadrupède et humaine, et il fournit un exemple saisissant des modifications corrélatives qui se produisent toujours dans les diverses parties d'un appareil lorsque quelques-unes sont changées. Loin que les changements observés entre les divers

membres ou entre les deux paires de membres d'un même animal puissent s'expliquer par la modification d'une seule de leurs parties, par exemple par la torsion d'un os dans sa continuité ou dans son arti-

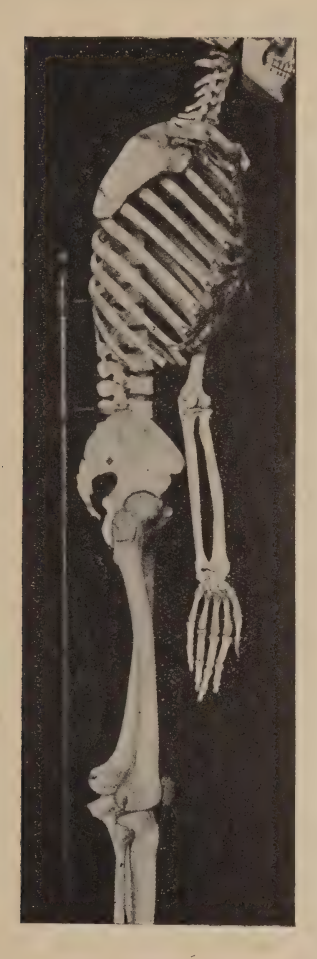


Fig. 199. — *Squelette d'Homme profil droit, le bras droit enlevé.*



Fig. 200. — *Squelette de Gorille, monté en Homme, profil droit, le bras droit enlevé.*

culation principale, ils exigent toujours une appropriation nouvelle des autres parties.

Le bras de l'Homme pend verticalement le long du corps, son angle cubital étant ouvert au maximum, de manière que l'avant-bras est presque dans le prolongement du bras, fait impossible à réaliser chez les Quadrupèdes et qui ne s'observe guère non plus chez les Anthropo-

morphes dont l'avant-bras est toujours un peu fléchi sur le bras. Je ne parle pas, bien entendu, de leurs squelettes montés en Hommes et dont la colonne, les bras et les jambes sont souvent dans une position verticale qu'ils n'auraient jamais pu atteindre sur le vivant lorsque les ligaments et les muscles étaient encore en place.

Dans le bras pendant de l'Homme la main est en demi-pronation. Chez les grands Singes elle est plus pronée, comme dans les Quadrupèdes, et elle garde cette pronation soit que le bras soit libre, soit qu'il s'appuie sur le sol ; dans ce cas il entre en contact avec ce dernier par la face dorsale de la main, qui est plus qu'à demi fermée, et non par sa paume.

Il n'y a rien à dire sur la structure de la main des Anthropoïdes qui se rapproche beaucoup de celle de l'Homme, il faut signaler cependant la courbure marquée, dans le sens ventral, de ses métacarpiens et de ses phalanges qui en font un véritable crochet enserrant les branches dans la vie arboricole. En même temps cette courbure sur le côté ventral favorise l'appui par le dos de la main dont il vient d'être question .

Membre postérieur. — Là les caractéristiques humaines sont extrêmement frappantes. On les a déjà vues pour ce qui regarde le bassin et l'on peut s'étonner qu'elles n'aient pas été plus remarquées. On verra plus loin par quoi cette omission peut s'expliquer, mais il faut rappeler ces traits pelviens: largeur et développement des ilions du côté ventral de façon à former les parois latérales larges d'un grand bassin vertical ; symphyse pubienne courte ; partie ventrale du bassin (pubis-ischion) presque également développée de part et d'autre de la verticale menée par l'acétabulum, de manière à fournir au fémur, également vertical, des insertions pour les muscles pelvi-cruraux réparties à peu près également en avant et en arrière ; coccyx abaissé jusque sur le plan transversal passant par la symphyse (d'où périnée transversal), au lieu du coccyx très haut (périnée oblique), de la symphyse longue et des attaches musculaires principalement post-fémorales que l'on observe dans les grands Singes, parce qu'elles doivent fournir un bras de levier suffisant aux muscles pelvi-cruraux, chargés de maintenir le fémur incliné en avant comme chez les Quadrupèdes. La fig. 201, qui représente un squelette d'Orang, montre clairement que, par suite de la forme du profil inférieur du bassin, le fémur est toujours forcément fléchi sur la colonne vertébrale, car s'il prolongeait la direction de cette dernière, comme dans la position verticale, l'insertion de ses muscles postérieurs ne pourrait trouver place sur le bassin.

Tous ces caractères du bassin apparaissent de bonne heure chez

l'embryon humain et ils ne sont point précédés par d'autres rappelant ceux des Singes. La symphyse n'est jamais, même relativement, plus longue qu'elle ne le sera plus tard, le coccyx n'est pas plus relevé, l'ilion se développe du côté ventral perpendiculairement à la direction dans laquelle il se développe chez les Anthropomorphes. Ce sont donc bien des traits propres à l'Homme, qui apparaissent avec leur disposition définitive et le caractérisent d'emblée. La cuisse et la jambe n'offrent pas chez l'Homme de traits bien particuliers et les opposant aux mêmes segments chez les Anthropomorphes, en dehors de leurs proportions et du fait qu'elles se continuent l'une par l'autre, dans la direction verticale, sans former d'angle poplité maintenu dans une ouverture déterminée par le ressort des muscles.



Fig. 201. — *Squelette d'Orang-outang*, d'après P. Gervais.

Sans doute les axes des deux segments ne se continuent pas rigoureusement l'un dans l'autre suivant une ligne droite. La cuisse et la jambe ne sont point, dans la station, en extension absolue, et si on les maintient dans cette extension à l'aide d'un appareil plâtré, on s'aperçoit ensuite à la laxité plus grande des ligaments que l'on a dépassé la position normale (communication du prof. Estor). Mais l'angle qu'elles forment est tellement ouvert que pratiquement il peut être considéré comme nul, et cela d'autant mieux que, contrairement à l'angle poplité des jambes à segments angulairement disposés les uns sur les autres, il n'agit point dans la station comme un angle à ressort maintenu dans une ouverture moyenne, mais qu'il doit au contraire être le plus possible annulé par l'extension presque parfaite des deux segments l'un sur l'autre. Aussi les muscles pelvi-cruraux qui s'insèrent à la jambe ont-ils leurs attaches le plus haut possible sur celle-ci, très près du plateau tibial ou de la tête du péroné, et ils ne descendent jamais le long des os comme ils le font chez les Anthropomorphes. Cette insertion basse des ischio-tibiaux chez ces derniers est un obstacle au redressement de la jambe et tant qu'elle existe elle s'oppose à l'acquisition d'un membre postérieur vertical comme celui de l'Homme. Si l'on réfléchit à la relation évidente qu'il y a entre la forme du squelette et la situation des insertions musculaires (muscles de la racine de la cuisse horizontaux chez les animaux rampants, verticaux chez les dressés), il est clair que

la localisation de ces insertions est déterminée par la forme des parties telle qu'elle se présente avant la fixation des insertions musculaires (voir embryologie). Elle est donc fixée de très bonne heure, en même temps que le type lui-même, et ne peut en aucune façon être modifiée par des changements graduels, lorsqu'il s'agit de types divergents comme par exemple le type de membre vertical (Homme), et celui de membre à angles inversés (Quadrupèdes à jambes dressées). Il en est absolument de même pour l'articulation de la hanche, et il n'est pas plus possible de passer graduellement d'un bassin à symphyse longue, oblique, à partie inférieure du pelvis inégalement distribuée en avant et en arrière de l'acétabulum, qui s'observe avec le fémur incliné, à angle zono-stylique actif des Anthropomorphes, au bassin à symphyse étroite à partie inférieure symétrique vis-à-vis de l'acétabulum, que l'on trouve dans le type humain. L'arrangement des parties squelettiques est si étroitement harmonisé avec celui des parties musculaires qu'il ne peut s'établir que sur le dessin, arrêté le premier, du squelette, sur lequel les muscles s'attachent ensuite conformément à la situation de leurs ébauches et aux points d'attache que le dessin squelettique offre à ces ébauches elles-mêmes. Tout essai de changement intervenant lorsque les parties sont déjà fixées et en action est impossible, car d'une part les rapports des attaches musculaires résultant de la position relative des parties squelettiques s'opposent à un mode d'action autre que celui imposé par ces rapports mêmes, et d'autre part, pour amener un changement, il faudrait une contraction permanente et en quelque sorte tétanique d'un groupe de muscles, ce qui est exactement le contraire du fonctionnement normal des muscles d'un membre.

Les reconstructions, dans lesquelles on représente des H. fossiles avec jambes un peu fléchies, doivent être accueillies avec quelque scepticisme. Si le bassin de ces H. avait les caractères du bassin humain, une semblable flexion ne pouvait exister, et c'est une erreur que de l'admettre car la légère rétroversion du plateau tibial invoquée pour la justifier ne peut le faire, attendu qu'il existe chez des Hommes actuels parfaitement verticaux, une rétroversion aussi marquée. Il est probable que cette représentation est une concession plus ou moins consciente à l'idée d'intermédiaires obligés entre l'Homme et les Anthropoïdes, mais après ce qui a été dit à ce sujet, il est inutile d'insister davantage.

Il ne faut pas oublier cependant que d'après la remarque faite plus haut à propos de l'extension imparfaite de la jambe sur le fémur, que la position exacte des os de la jambe, sans atteindre la flexion représentée dans la fig. 202, n'était pas aussi parfaitement rectiligne que dans la fig. 203.

Le pied de l'Homme est aussi très particulier et beaucoup plus différent de celui des grands Singes que de celui des Singes ordinaires. Il appartient au type pentadactyle plantigrade et présente tous les traits généraux du pied mammalien, c'est-à-dire : tête articulaire de l'astragale située sur la face dorsale ; tubérosité calcanéenne bien marquée, dirigée en arrière ; astragale commandant, par l'intermédiaire du scaphoïde et des cunéiformes, les trois rayons internes du pied, tandis que le calcanéum commande, par le cuboïde, les deux rayons externes. Mais le premier rayon (gros orteil), prend une prépondérance énorme vis-à-vis des autres qu'il dépasse surtout par sa grosseur, et devient le principal rayon fonctionnel du pied, qui peut porter à lui seul tout le corps, lorsqu'on s'élève sur les pointes. Le pied humain pourrait donc à cause de cela être appelé *entaxonique*, par opposition aux autres types mésaxonique, paraxonique, ectaxonique cités plus haut. Divers auteurs se sont efforcés de prouver que le second doigt était peut-être, antérieurement, le plus long, et ils sont appuyés entre autres choses sur certaines statues antiques. Il est bien possible que le second orteil ait un peu dépassé en longueur le premier, mais il est bien certain, d'après tout ce que l'on sait, qu'il lui cédait largement en force et en puissance, et que c'est vraiment le gros orteil qui est le principal rayon fonctionnel. Il n'est pas besoin de rappeler ici pour appuyer cette proposition les études détaillées des anatomistes sur la voûte à deux courbures longitudinale et transversale formée par le pied humain qui repose sur le sol non pas par toute la surface de sa partie antérieure comme celui de tant de plantigrades, mais par trois points principaux : en arrière la tubérosité du calcanéum, en avant et en dedans la tête du premier métatarsien, en avant et en dehors celle du cinquième. Ces trois points forment les trois piliers de cette double voûte dont l'existence est absolument indispensable à un bon fonctionnement du pied comme le montrent les inconvénients pour la marche du pied dit plat. L'appui sur le sol de la tubérosité



Fig. 202. — *Squelette de l'Homme de Neanderthal*, d'après Boule.

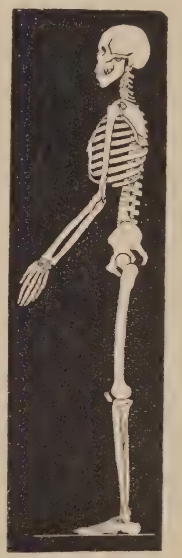


Fig. 203. — *Squelette de l'Homme actuel*, d'après Boule.

calcanéenne pendant la station est particulier à l'Homme et mérite à son mode de station le nom de plantigradie totale, tandis que chez les plantigrades ordinaires, même les plus parfaits, comme les Ours, l'appui du talon ne s'observe que dans certaines attitudes spéciales et non dans la marche.

Dans la station verticale de l'Homme, les muscles agissent d'une manière assez différente de ce qu'ils font dans les membres à angles à ressort. L'angle pédieux n'est plus actif à la manière ordinaire, puisqu'il est immobilisé par l'appui du talon sur le sol, et les muscles jumeaux au lieu de maintenir ouvert l'angle pédieux agissent sur l'angle poplité qu'ils empêchent de se former en maintenant la jambe verticale, pendant que les ischio-tibiaux et les pelvi-fémoraux postérieurs font de même. C'est pourquoi au lieu que l'angle poplité soit relativement fixe, vis-à-vis des angles pédieux et zono-stylique bien plus mobiles, comme on le voit chez les Quadrupèdes, c'est lui qui chez l'Homme, dans la station et dans la marche ordinaire, présente les déplacements les plus étendus et qui est le point mobile des insertions musculaires y aboutissant. Il est donc impossible de passer graduellement de l'un de ces modes à l'autre. Ce sont deux types opposés réalisés avec les mêmes matériaux, mais dont le fonctionnement est absolument différent.

Dans la marche souple (le contraire du pas de l'oie) et surtout dans la course, l'angle pédieux reprend les fonctions qu'il a chez les Quadrupèdes, le talon, relevé, est presque constamment au-dessus du sol, la marche devient plantigrade simple, presque digitigrade.

Chez les Singes, il y a deux types de pied. Chez les Catarrhiniens marcheurs c'est un pied pentadactyle à cinq rayons rapprochés les uns des autres et dont le plus grand est le troisième. La tubérosité calcanéenne est dirigée en arrière, mais non en bas, elle ne touche pas le sol dans la station quadrupède, et le muscle plantaire passant sur elle comme sur une poulie de renvoi se continue par le fléchisseur superficiel des doigts ; c'est en somme un pied de plantigrade marcheur. Cependant le gros orteil est opposable, dans une mesure variable, il est vrai, et, chez certaines espèces il s'écarte assez largement des quatre autres rayons.

Chez les Anthropomorphes l'opposition du gros orteil atteint son degré maximum et le pied présente presque un type nouveau. Ses rayons sont groupés en deux moitiés inégales qui se regardent comme les deux branches d'une tenaille. La branche interne est formée par le gros orteil, fort, mais assez court, qui ne continue pas la direction du bord interne du pied, mais s'en écarte en dedans, pour se courber ensuite en dehors vers l'autre branche de la tenaille formée par les quatre autres rayons dont le quatrième est généralement le plus fort et le plus long. En même

temps le tarse est comme renversé en dehors, de telle façon que le pied s'appuie sur le sol par son bord externe seulement, le bord interne ne s'y appliquant que par la deuxième phalange du gros orteil. Dans ce cas l'opposition du gros orteil est encore plus marquée que dans les Catarrhiniens et se manifeste même lorsque le pied repose sur une surface plane. L'angle pédieux n'intervient pas davantage que dans la station de l'Homme, mais l'angle poplité existe toujours puisque le fémur et le tibia ne sont jamais verticaux. L'animal se comporte comme un Quadrupède dressé n'ayant au membre postérieur que deux angles à ressort : le zono-stylique et le stylo-zeugopodique. Cette disposition n'est pas favorable à la marche bipède, aussi les Anthropomorphes n'emploient-ils pas cette dernière et ils ne peuvent la réaliser qu'en s'appuyant sur leurs mains, sur un bâton, ou sur la personne qui les présente au public et leur fait exécuter divers exercices comportant son emploi.

Il est inutile de faire remarquer que le pied de l'Homme ne présente jamais dans son évolution ontogénique ni les proportions, ni la bifurcation de ses rayons en deux groupes si nettement séparés qu'il montre chez les Anthropomorphes. Mais sa face dorsale est légèrement éversée en dehors, ce que l'on a rapporté à un rappel ontogénique des Anthropomorphes, sans remarquer que cela pouvait aussi bien tenir à une accommodation de l'embryon aux courbures qui lui sont imposées dans l'œuf, comme c'est le cas pour les courbures de la colonne vertébrale. Et il est infiniment probable que cette dernière explication est la vraie, car pourquoi y aurait-il répétition du renversement en dehors du pied seulement et pas de la forme et de la disposition de ses rayons. Il serait vraiment bien singulier que la seule forme comparable dans les deux ontogénies fût cette éversion si facile à expliquer par ailleurs, et que rien dans le reste du pied ne présentât des caractères ataviques.

Si l'on ajoute aux traits si particuliers des membres et des ceintures, ceux de la colonne vertébrale avec ses courbures compensatrices et son enfoncement entre des gouttières costales plus saillantes qu'ailleurs page 279, ceux du déplacement antéro-postérieur du trou occipital ou plus exactement du développement exubérant de la voûte et de la partie occipitale du crâne, on reconnaîtra qu'il y a là un ensemble de rapports indiquant une évolution spéciale portant à la fois sur trop de parties pour qu'on puisse y voir le résultat de modifications partant de l'emploi nouveau d'un seul de ces appareils et s'étendant peu à peu à l'organisme tout entier. Et comme les particularités du type humain ne se rapportent pas seulement à son appareil locomoteur, mais aussi et surtout à son cerveau, il est fort probable que les unes et les autres sont corrélatives, et

que si nous connaissions le fond des choses, nous verrions manifestement dans l'Homme un type extrêmement particulier dont l'éloignement des autres formes mammaliennes est beaucoup plus considérable qu'on ne le pensait il y a quelques années. Nous reviendrons d'ailleurs sur ces questions dans la IIIe partie, p. 638.

BIBLIOGRAPHIE

Outre les articles indiqués dans Bronn et dans Max Weber, voyez :

Monotrèmes.

Cuvier (G.) — *Ossements fossiles*, t. V, 1re partie.

Meckel. — *Ornithorhynchi paradoxi, descriptio anatom.* Lipsiae 1826.

De Blainville. — *Mémoire sur la nature du produit femelle de la génération dans l'Ornithorhynque.* Nouvel. Annales du Mus. d'hist. nat., t. II, 1833.

Owen (R.). — Article *Monotremata in Cyclopædia of Anatomy*, vol. III, 1843.

Pinnipèdes.

Cuvier (G.). — *Recherches sur les ossements fossiles.*, t. V, 1re partie.

Bianconi (J.-Jos.). — *La théorie darwinienne.....* Bologna, 1874. (La palette du Phoque, p. 185-198).

Murie. — *Otaria jubata.* Transact. Zool. Soc. London, vol. 7, 1874.

Leboucq (H.). — *Recherches sur la Morphologie de la main chez les Pinnipèdes.* Stud. from. Mus. of Zool. Dundee, 1888.

— *Ueber das Fingerskelett der Pinnipedier und der Cetaceen.* Anat. Anz. III, 1888.

Vialleton (L.). — *Évolution divergente d'animaux voisins vivant dans un même milieu.* (*Phoques et Otaries*). Bullet. Acad. Sc. et Lett. Montpellier, 1913.

Pisciformes.

Cuvier (G.). — *Recherches sur les ossements fossiles*, vol V, 1re partie.

Carte (A.) et Macalister (A.). — *On the Anatomy of Balaenoptera rostrata.* Philosoph. Transact. of the royal Soc. of London, vol. 158, part 1, 1868.

Van Beneden (P.-J.). — *De la composition du bassin des Cétacés.* Bullet. Acad. roy. des Sciences de Belgique, 2e série, t. XXV, 1868.

Kraus. — *Die Beckenknochen des Surinamischen Manatus.* Archiv. f. Anatomie, Physiologie, etc., 1872.

Murie. — *Manatus americanus.* Transact. Zool. Soc. London. Bd. 8, 1872.

Bianconi (J.-Jos.) — *La théorie darwinienne.....* Bologna, 1874. (Nageoire des Cétacés, p. 200 208).

Struthers (J.). — *On the bones, articulations, and muscles*, etc., *of the Greenland Rhigt Whale* (*Balaena mysticetus*) Jour. of. Anatomy and Physiol., vol. XV, 1881.

Delage (Yves). — *Histoire du Baleinoptère échoué sur la plage de Langrune.* Arch. de Zool. expér. et gén., 2e série, vol. III bis, 1885.

Turner (W.). — *The anatomy of a second specimen of Sowerby's Whale* (Mesoplodon bidens). Journ. of. Anat. and Physiol., vol. XX, 1886.

Leboucq. — *Main des Cétacés.* Arch. Biol., t. 9, 1889.

Bouvier (E.-L.). — *Les Cétacés souffleurs.* Lille, 1889.

— *Quelques observations sur l'org. des Cétacés.* Bullet. Soc. philomatique, 1891-92.

— *Observations anatomiques sur l'Hyperoodon.* Ann. Sc. nat., vol. XIII, 1892.

Struthers (J.). — *On the rudimentary hind limb of a great fin-Whale* (*Balaenoptera musculus*),... etc. Journ. of Anat. and Physiol., vol. XXVII, 1893.

Guldberg (G.) et Nansen (F.). — *On the development and structure of the Whale.* On the development of the Delphin. Bergens Museum. Bd. V, 1894.

Le Damany (P.). — *Les torsions osseuses, leur rôle dans la formation des membres.* Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1903.

Abel (O.). — *Die Morphologie der Huftbeinrudimente der Cetaceen.* Dentschrift. d. k. Akademie der Wissenschaften, LXXI Bd, 1908.
Andrews (Roy, Chop), and Von Schulte (h.). — *Monographs of the Pacific Cetacea* (*Balaenoptera borealis*). Mem. of the Amer. Mus. of Nat. Hist. new. ser., vol I, 1916.
Von Schulte (H.) and de Forest-Smith. — *The extern-Charact... of Kogia breviceps.* Bullet. Amer. Mus. of Nat. Histor. Vol. XXXVIII, 1918.
Winge (H.). — *A Rewiew of the interrelationships of the Cetacea* (translated by G.-S. Miller). Smithsonian Institution, 1921.

Chiroptères.

Humphry (G.-M.). — *The myology of the limbs of Pteropus* Journ. of Anat. and Phys., 1869.
Bianconi (J.-Jos.). — *La théorie darwinienne...* Bologna, 1874. (L'aile des Chauve-souris, p. 211-244).
Maisonneuve (P.). — *Ostéologie et Myologie du Vespertilio Murinus.* Thèse de la Faculté des Sciences de Poitiers, 1878.
Robin (H.-A.). — *Recherches anatomiques sur les Mammifères de l'ordre des Chiroptères.* Ann. des Sc. Nat. 6e série, Zoologie, t. XII, Paris, 1881.
Leche (W.). — *Ueber die Säugethiergattung Galeopithecus.* Swensta Vet. akademiens Handlingar Bd 21, 1886.
Leboucq (E.). — *Recherches sur la Morphologie de l'aile du Murin* (*Vespertilio*). Livre jubiliaire dédié à Ch. V Bambeke. Bruxelles, 1899.
de Fénis (F.). — *Le membre pelvien des Chiroptères.* Paris, 1919.

Homme.

Huxley (T.-H.). — *De la place de l'Homme dans la Nature*, Paris, J.-B. Baillière, 1868.
Broca (P.). — *L'ordre des Primates.* Bull. Soc. Anthrop. de Paris, 1869.
Quatrefages, de. — *Introduction à l'étude des races humaines*, Paris.
Leche (W.). — *Der Mensch, sein Ursprung...* Iena, 1907.
Giuffrida-Ruggeri (U.). — *Revue d'Anthropologie* in Scientia, 1910, vol. I, p. 160-196.
Klaatsch (Her.). — *Die Stellung d. Menschen in Naturganzen*, in Die Abstammungslehre, Iena, 1911.
Sollas (W.-J.). — *L'Évolution de l'Homme*, Scientia, vol. 1, 1911.
Boule (M.). — *L'Homme fossile de la Chapelle-aux-Saints.* Ann. paléont., t. VI, 1911 ; VII, 1912 et VIII, 1913.
Giuffrida-Ruggeri (V.). — *L'Uomo como specie collettiva.* Napoli, 1912.
Osborn (H. F.). — *Man of the old Stone age.* New-York, 1915.
Gregory (W.-K.). — *Studies on the Evolution of the Primates.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXXV, 1916.
Wood Jones (F.). — *Arboreal Man*, London, 1916.
Giuffrida-Ruggeri (V.). — *Unicità del philum umano.* Perugia, 1918.
— *La controversia sul fossile di Piltdown e l'origine del philum umano.* Firenze, 1919.
Boule (M.). — *Les Hommes fossiles.* Paris, 1921.

CHAPITRE VII

DÉVELOPPEMENT MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE DES MEMBRES

Pour compléter l'étude des membres, il faut rappeler les données générales que l'on possède sur leur développement tant morphologique, qu'histologique, autant du moins que ce dernier joue un rôle dans la réalisation de la forme.

1° Premières ébauches des membres.

Les membres apparaissent chez tous les Tétrapodes sous la forme de bourgeons saillants, situés de chaque côté du tronc, immédiatement en dessous du plan qui sépare l'épisome de l'hyposome, et dans le territoire de ce dernier. Geddes a déterminé plus exactement en 1912 leurs rapports avec les différentes parties, segmentées ou non du corps de l'embryon, mais ses données ne sont pas indispensables pour le moment et nous renvoyons pour leur étude à la page 490.

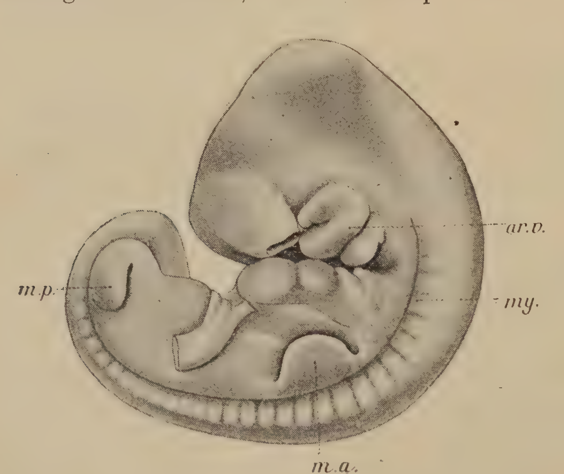


Fig. 204. — *Embryon de Cobaye de 5 millim. vu par le côté gauche.*

ar. v., arcs viscéraux ; — *m. a.*, membre antérieur ; — *m. p.*, membre postérieur ; — *my.*, myotomes.

La forme initiale des ébauches des membres est un peu différente chez les Amphibiens et chez les Amniotes. Dans les premiers ces ébauches sont d'emblée à peu près cylindriques avec un bout libre légèrement renflé (A fig. 213). Dans les seconds elles sont beaucoup plus largement rattachées au corps et apparaissent comme des expansions lamellaires, (fig. 204) aplaties dorso-ventralement, avec une face dorsale tournée en haut (dorsalement), une face ventrale, un bord cranial ou préaxial répondant

au futur bord radio-tibial et un bord caudal ou postaxial (bord cubito-péronéal). Leur large attache avec le corps tient à ce qu'elles naissent comme des accroissements locaux d'une crête latérale étendue depuis la région branchiale jusqu'au cloaque, la *crête de Wolff.* Après que les bourgeons des membres d'un même côté ont atteint une certaine puissance, la portion de la crête de Wolff intermédiaire entre eux s'atrophie et disparaît. A un moment donné on a regardé la crête de Wolff comme représentant le pli latéral continu qui, d'après certains auteurs, aurait constitué, chez l'ancêtre des Vertébrés, l'appareil locomoteur d'où seraient sortis ensuite les membres pairs, c'est-à-dire comme un organe d'une haute importance phylogénétique. Mais cette crête manque chez les Amphibiens, elle fait aussi défaut d'après Wöltzkoff chez quelques Reptiles (*Crocodilus*, *Chelone*), enfin Bardeen et Lewis lui attribuent un rôle dans la formation de la paroi ventrale chez l'Homme, de sorte que sa signification précise est encore incertaine.

Quoi qu'il en soit il résulte de leur mode de formation que les extrémités des Amniotes ont d'abord la forme d'expansions latérales aplaties comme le sont primitivement les nageoires des Sélaciens dont on les a rapprochées. Chacune d'elles est en rapport, au moment de sa formation, avec cinq ou six somites. Les deux bourgeons du même côté sont situés sur une même ligne droite, horizontale tant que l'embryon est droit, plus ou moins courbe ensuite, suivant la courbure du corps. L'antérieur est toujours un peu en arrière du dernier arc viscéral, le postérieur un peu en avant du cloaque, mais ils n'occupent pas chez tous les Amniotes la même position par rapport à la série des segments, et chez les Oiseaux qui ont un cou très long, le rudiment du membre antérieur est, dès le début de son apparition, en rapport avec des myotomes plus reculés que chez les animaux à cou court.

Bientôt le rudiment du membre change de forme. Son attache sur le tronc se rétrécit un peu, sa base forme un pédicule d'abord très court, sur lequel son extrémité distale, un peu épaissie et renflée, forme comme une palette terminale (fig. 205). En même temps il se fait sur le pédicule du bourgeon une légère coudure, dirigée ventralement, de sorte que la face ventrale de la palette regarde maintenant en dedans vers le tronc et non plus en dessous. Le pédicule s'accroissant peu à peu, la coudure qu'il présente se marque de plus en plus et divise le bourgeon en deux segments, l'un proximal qui répond au stylopode, l'autre distal qui comprend le zeugopode et l'autopode encore peu distincts l'un de l'autre.

Le développement des deux membres passe par les mêmes phases, mais il n'est pas synchronique, celui du bras étant un peu plus avancé

que celui de la jambe, de sorte que la forme des rudiments des deux membres est un peu différente dans un même embryon. Leur direction est identique au début de leur formation, et, lorsque leur pédicule s'est différencié, tous les deux se dirigent alors en arrière et un peu en bas (fig. 205). Par la suite cette direction change et, à cause de l'avance prise par le développement du membre antérieur, on ne les trouve jamais dans une situation absolument identique. Ainsi dans un embryon humain de 14,5 mill., le coude est déjà dirigé un peu en arrière, tandis que le genou est franchement tourné en dehors. D'autre part les changements de forme et d'orientation qui accompagnent l'accroissement des bourgeons des membres ne s'effectuent pas toujours avec une régularité parfaite, et l'on voit dans la figure 206 (embr. de 9 m.), le membre postérieur présenter à l'observateur non sa face latérale comme il le devrait si les choses s'étaient passées normalement, mais le bord ventral de sa palette comme il le fait à un stade plus jeune. Cette différence se serait effacée sans doute par la suite; elle montre en tout cas, jointe aux variations de forme que l'on verra ci-dessous, qu'il ne faut pas donner de l'évolution de la forme du bourgeon un schéma trop précis et trop rigoureux.

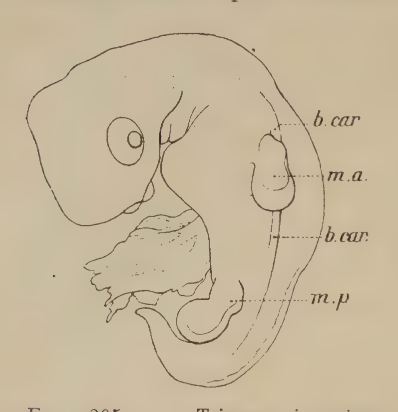


Fig. 205. — Trionyx japonicus. *Embryon de* 30 *jours après la ponte, grossi* 10 *fois*, d'après Mitsukuri.
b. car., bord de la carapace ; — *m. a.*, membre antérieur ; — *m. p.*, membre postérieur.

Bientôt la palette autopodique se sépare de mieux en mieux du zeugopode par suite de son propre accroissement en largeur. Chez les animaux à cinq doigts cette palette se distingue de très bonne heure et paraît formée directement par l'extrémité distale de la crête aplatie qui représente le premier rudiment du membre, extrémité toujours plus large que les pédicules qui se forment ensuite. Chez les Oiseaux, dont l'aile n'a que trois doigts, la palette ne se distingue pas tout d'abord aussi nettement

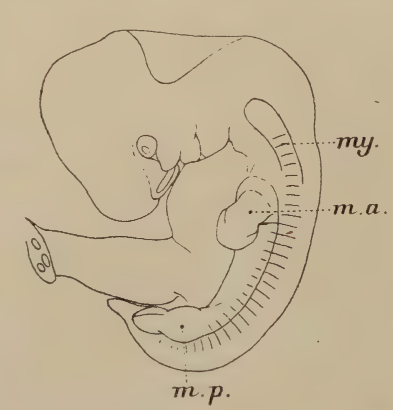


Fig. 206. — *Embryon humain de* 9 *millimètres, grossi environ* 5 *fois*, d'après Bardeen et Lewis.
m. a., membre antérieur ; — *m. p.*, membre postérieur ; — *my.*, myotomes.

de l'avaut-bras avec qui elle se continue largement, formant avec lui un quadrilatère allongé de haut en bas (fig. 207). Plus tard seulement elle apparaît assez nette (fig. 208), mais elle est formée alors par un élargissement secondaire de l'extrémité, dû à l'écartement des rayons squelettiques, réduits en nombre il est vrai, mais plus divergents que dans la palette des Mammifères ordinaires.

Il faut donc examiner attentivement les ébauches des extrémités avant de conclure à leur identité fondamentale, puisque la forme en palette pédiculée peut être primitive ou secondaire, suivant les cas, et représenter par conséquent deux choses assez différentes. De même

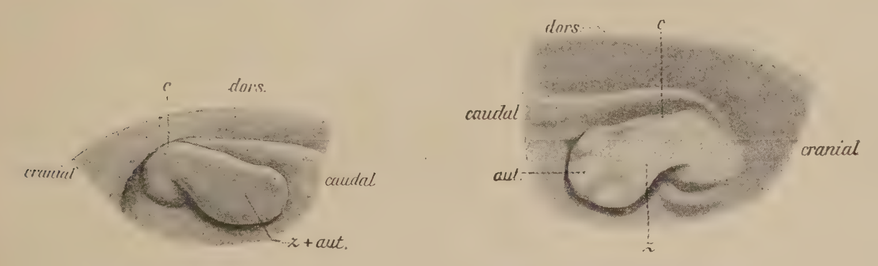


Fig. 207 et 208. — *Deux stades du développement du membre antérieur dans l'embryon de Poulet du cinquième jour.*

aut., autopode ; — *c.*, coude ; — *dors.*, dorsal ; — *z.*, zeugopode ; — *z* + *aut.*, zeugopode et autopode confondus.

la palette des animaux oligodactyles est plus petite dès le début que celle des pentadactyles, et si son aspect extérieur est à peu près le même que chez ces derniers, il est cependant facile de voir que ses dimensions sont réduites par rapport à celles de l'embryon, comme l'est le nombre des rayons squelettiques qu'elle renferme. Ainsi la palette des embryons d'Artiodactyles, à un stade où elle rappelle grossièrement celle des pentadactyles, en diffère si on la regarde plus attentivement parce qu'elle est plus étroite dans le sens radio-cubital, et qu'elle ne renferme que quatre rayons squelettiques dont les deux médians sont les plus forts. Il ne faut pas non plus prendre pour de véritables rayons tous les festons représentés dans des palettes autopodiales jeunes d'embryons d'Amniotes. Ce ne sont souvent que des rétractions ou des plis produits par les réactifs fixateurs, comme le montre leur irrégularité. Les figures 153 et 153 bis planche X de l'Atlas d'Embryologie du Poulet de Duval sont typiques à ce point de vue.

La palette autopodique n'est donc point représentée dans le développement du membre par une ébauche toujours identique à elle-même

et que l'on pourrait regarder comme la forme ancestrale de l'autopode, mais elle offre au contraire, dès le début, des caractères propres, en rapport avec son avenir. Sa forme apparemment semblable chez les divers embryons, à un moment donné, n'indique que la différence existant entre son diamètre radio-cubital et le même diamètre du zeugopode, toujours plus petit, et cette différence ne se manifeste pas toujours au même moment du développement comme le montre le cas des Oiseaux. Enfin, même dans les animaux pentadactyles, le développement plus ou moins considérable de la palette, suivant qu'elle appartient à un animal à main très large ou au contraire à un autre à main étroite, montre bien que la forme future s'indique de très bonne heure dans ce rudiment, et qu'il n'y a point du tout au préalable une forme pareille d'où sortiraient ensuite toutes les autres. L'aile des Chiroptères se reconnaît déjà au stade de la palette autopodiale à cause des dimensions inaccoutumées de celle-ci et la comparaison de la main et du pied dans un même embryon de cette espèce est extrêmement instructive à cet égard. Chez l'Échidné aussi, muni d'une main large et forte, la palette autopodiale du membre antérieur se montre de très bonne heure avec des dimensions très significatives, pour peu que l'on compare ses proportions à celle de la même palette chez les pentadactyles à mains étroites. On peut faire de nombreuses observations de cet ordre sur les figures de la forme extérieure des embryons réunies par Keibel dans le traité d'O. Hertwig.

En même temps que s'effectuaient ces modifications les deux membres ont pris une orientation différente. Au membre antérieur le stylopode s'est dirigé en arrière, tandis qu'au membre postérieur, il s'est tourné en avant. Par là le coude est porté en arrière avec l'angle cubital ouvert en avant, et le genou en avant avec l'angle poplité regardant en arrière.

Simultanément le zeugopode du membre antérieur exécute un mouvement de pronation plus ou moins marqué et les membres prennent en général l'orientation et la forme définitive qu'ils présentent chez l'adulte.

Ces transferts du stylopode dans des orientations très différentes de celle qu'avait son ébauche ne peuvent s'expliquer que par des proliférations du tissu de sa racine, dirigées elles-mêmes d'une manière différente suivant les cas. Il est fort probable que ces proliférations portent principalement sur l'ébauche squelettique, puisque c'est elle qui se montre différenciée la première au sein du membre. On les comprendra mieux lors de l'étude du développement du squelette.

Au moment de leur apparition, les bourgeons des membres sont formés par une enveloppe ectodermique recouvrant un axe central de mésen-

chyme qui représente la matrice de tous les futurs tissus conjonctifs du membre (tiss. osseux, cartilagineux, fibreux et conjonctif lâche). Les éléments musculaires du membre lui arriveront secondairement, pénétrant dans son axe mésenchymateux vraisemblablement par un bourgeonnement venu des myotomes, bien que ce processus n'ait pu être effectivement constaté dans tous les cas et notamment chez l'Homme, ce qui a permis de considérer parfois les muscles comme des différenciations histologiques du mésenchyme du bourgeon. Les nerfs des membres viennent incontestablement des paires spinales et ne pénètrent que secondairement, par bourgeonnement, dans le rudiment de l'extrémité.

2° Développement des ébauches des membres.

Le mésenchyme initial des ébauches vient de la somatopleure. Il ne tarde pas à montrer, au centre du bourgeon, une condensation particulière formant la première ébauche du squelette. Celle-ci est constituée par un tissu plus sombre et plus coloré sur les coupes, le *tissu squelettogène* ou *précartilage*. Le précartilage n'est autre chose qu'un mésenchyme dense, à l'état syncytial (Retterer) constitué par des noyaux très nombreux, très serrés et à peine séparés les uns des autres par une faible quantité de protoplasme transparent, parfaitement continu dans toute l'étendue du précartilage sans aucune trace de limites cellulaires dans son épaisseur. Il représente dans l'évolution du squelette ce que l'on appelle le stade membraneux.

Le précartilage se continue à la périphérie avec un mésenchyme plus clair qui constitue le reste du bourgeon, et dont il est parfois difficile de le délimiter exactement à cause des transitions qui les relient tous les deux. D'ailleurs le tissu clair, formé de cellules étoilées anastomosées entre elles et plongées au sein d'une substance fondamentale hyaline, est lui-même, pour Retterer, une différenciation du syncytium mésenchymateux qui remplissait primitivement tout le bourgeon du membre. Tandis qu'au centre le mésenchyme gardait son état initial de syncytium pour former le précartilage, à la périphérie le protoplasme transparent du début se différenciait en deux substances, l'une granuleuse (*chromophile*, Retterer), qui s'accumulait autour de chaque noyau, l'autre claire, hyaline qui se plaçait en dehors de la substance chromophile, isolant celle-ci autour des noyaux, de manière à former avec ces derniers de petites cellules à contours irréguliers, plongées au sein de la masse hyaline continue qui devient l'origine de la substance fondamentale. De cette façon la masse syncytiale primitive est découpée en corpuscules nucléo-protoplas-

miques, c'est-à-dire en cellules qui, reliées à leurs voisines par des filaments ou des lames de protoplasme granuleux, forment le réseau de cellules à corps étoilés et anastomosés, caractéristiques du tissu conjonctif. Plus tard un processus analogue différenciera dans le précartilage une substance fondamentale dans laquelle se développeront, comme dans celle du mésenchyme clair, des fibrilles collagènes, mais qui contient en outre des substances particulières (albumoïde, chondro-mucoïde, etc.), qui donnent au tissu ainsi transformé les propriétés physiques du cartilage dont il prend maintenant le nom. Toutefois la formation de la substance fondamentale dans le cartilage est poussée plus loin que dans le tissu conjonctif, en ce qu'elle entoure complètement les cellules cartilagineuses qui sont entièrement séparées les unes des autres. Par suite de l'unité originelle de ces deux formes du mésenchyme (claire et sombre) et de la continuité initiale de leur substance fondamentale dans laquelle s'observent toujours des fibrilles collagènes, bien que dans des proportions différentes dans les deux cas, on comprend bien la liaison que l'on observe ensuite entre tous leurs dérivés (os, cartilages, tendons, ligaments, tissu conjonctif) qui se poursuivent l'un dans l'autre si parfaitement qu'il est impossible de les séparer sans rupture.

Les muscles ne se montrent qu'assez tard dans les bourgeons des membres et lorsque ceux-ci ont déjà pris une forme assez voisine de celle qu'ils auront définitivement. Pour fixer les idées à ce sujet rappelons que tandis que le bourgeon du bras apparaît chez l'Homme dans un embryon mesurant deux millimètres un dixième, et se montre avec du précartilage et du mésenchyme clair dans un embryon de cinq millimètres, les muscles n'apparaissent que dans les embryons de neuf millimètres. A ce moment ils consistent en petites masses plus sombres, plongées dans le mésenchyme clair au sein duquel elles sont libres, c'est-à-dire sans aucune attache aux pièces du squelette. Les insertions musculaires et les tendons n'apparaissent que plus tard, chez les embryons de 16 à 20 millimètres (Homme), comme on le verra plus loin, p. 455. L'évolution des membres comprend donc le développement de parties très diverses dont les principales : squelette, muscles et nerfs, seront seules envisagées ici. Le squelette passe par trois états successifs, membraneux, cartilagineux et osseux. Les deux premiers seuls s'observent au cours de la vie embryonnaire ou fœtale, le troisième, qui commence bien à se manifester dans cette période, ne s'achève que beaucoup plus tard. C'est pourquoi nous étudierons d'abord le développement du squelette membraneux, celui du squelette cartilagineux, puis nous dirons quelques mots des muscles et des nerfs avant de terminer par les déplacements des membres.

1° *Squelette membraneux ou précartilagineux.* — Le précartilage du bourgeon du membre se continue du côté du tronc avec une lame de même nature qui représente la ceinture et qui se développe en partant de la base du bourgeon, de même que ce dernier pousse à l'extérieur en partant du même point. Mais il s'en faut que le développement du précartilage suive une loi simple et uniforme, c'est-à-dire consiste en un simple accroissement interstitiel régulier, s'effectuant entre sa base et son extrémité. Il y a en réalité des zones dans lesquelles la prolifération est beaucoup plus intense qu'ailleurs, ce sont : 1° l'extrémité distale du bourgeon répondant à la portion de l'autopode formée de rayons ; 2° sa base, en continuité avec la ceinture, 3° et en dernier lieu, le point de passage entre le stylo- et le zeugopode. L'étude de ces proliférations locales se confond avec celle de l'ébauche squelettique précartilagineuse ; nous décrirons donc l'évolution de cette dernière, en particulier chez les Mammifères, qui ont fait l'objet de longues études de RETTERER publiées de 1884 à 1902.

Au début l'ébauche squelettogène présente à peu près la même configuration chez tous les Mammifères : une tigelle arrondie pour le stylopode et une lamelle aplatie pour le zeugopode. Ce dernier est prolongé du côté distal par une plaque de précartilage répondant au basipode et qui offre des différences suivant les types.

Chez les animaux pentadactyles (Homme, Carnivores, Rongeurs), l'ébauche squelettogène du basipode est remarquable par le fait que sa largeur l'emporte sur sa hauteur et sur ses dimensions dorso-ventrales (épaisseur).

Chez les Artiodactyles les bords de l'ébauche squelettogène du basipode se recourbent en arrière, vers la face palmaire, ce qui diminue son diamètre transversal. Dans l'embryon du Cheval l'ébauche squelettogène du même segment présente un diamètre dorso-ventral qui tend à égaler le diamètre transversal.

La plaque basipodiale émet par son extrémité distale des rayons de précartilage répondant aux pièces métapodiales et aux doigts. Ces rayons offrent une disposition qui est subordonnée à la forme du basipode précartilagineux et qui rappelle dès le début celle qu'ils présenteront dans l'animal achevé. Chez les pentadactyles les quatre rayons externes s'ordonnent sur le même plan frontal et prennent un grand développement. Le rayon interne, placé dans un plan un peu différent, présente un développement plus ou moins avancé suivant l'état qu'il atteindra chez l'adulte. Chez les Artiodactyles RETTERER décrit seulement quatre rayons (II, III, IV, V) dont les deux latéraux, d'une minceur parfois extrême dans leur partie moyenne, se disposent sur un plan

postérieur aux rayons médians et restent plus faibles que ces derniers. Toutefois chez le Bœuf et chez le Cochon Popowa (1913) a signalé la présence d'un premier rayon très court très grêle et qui ne dépasse jamais le stade membraneux. Chez le Cheval, il n'y a plus que trois rayons de précartilage (II, III, IV). Le médian tend à occuper à lui seul tout le plan antérieur du basipode et du métapode, les deux extrêmes, rejetées en arrière, restent très faibles et se placent sur les côtés de la face postérieure du rayon médian élargi. Ils ne s'étendent jamais aussi loin que ce dernier, s'arrêtant toujours avant d'arriver à sa partie phalangienne, et ne sont *jamais eux-mêmes suivis de phalanges* (Retterer 1902, p. 430), ce qui n'empêche pas Osborn (1921) d'écrire (p. 245), que les deuxième et quatrième doigts « persistent pendant plusieurs mois dans les premiers temps de la vie intra-utérine, » phrase qui montre bien la façon dont sont traitées, dans les livres de vulgarisation, les questions se rapportant à la loi biogénétique.



Fig. 209. — *Membre postérieur d'embryon de Lapin de 13 jours. Autopode et zeugopode au stade précartilagineux avec quelques noyaux de cartilage au début de leur apparition.*

r., rayons métapodio-digitaux; — *styl.*, stylopode; — *t.*, tarse; — *v.*, vaisseaux; — *zeug.*, zeugopode.

Non seulement les rayons précartilagineux de l'autopode se montrent dès le début avec le nombre qu'ils auront plus tard, mais aussi avec la direction spéciale qu'ils ont chez l'adulte et avec des dimensions en rapport avec celles qu'ils atteindront par la suite. Ainsi, chez les Chiroptères, à un stade où la palette autopodiale est encore à peine festonnée sur son bord distal, les derniers rayons de précartilage (III, IV, V), très longs proportionnellement aux autres parties, ont déjà la direction caudale qu'ils offrent chez l'adulte. Comme cette direction est obtenue par une flexion des métacarpiens dans le sens palmaire (voy. p. 401) et non pas par une simple inclinaison de la main sur le bord cubital du zeugopode on ne peut pas la considérer comme résultant d'un simple écart des rayons plus grand que d'habitude, et l'on est obligé d'admettre

que, dès leur apparition, les rayons précartilagineux prennent l'orientation si spéciale de ceux de l'adulte.

Le développement de l'aile des Oiseaux montre exactement la même chose pour la disposition du précartilage, et seuls les trois rayons qui se trouvent chez l'adulte s'observent distinctement chez l'embryon. Au début (Canard au 7e jour) la plaque squelettogène de l'autopode est large et aplatie ; elle présente sur son bord distal trois festons assez

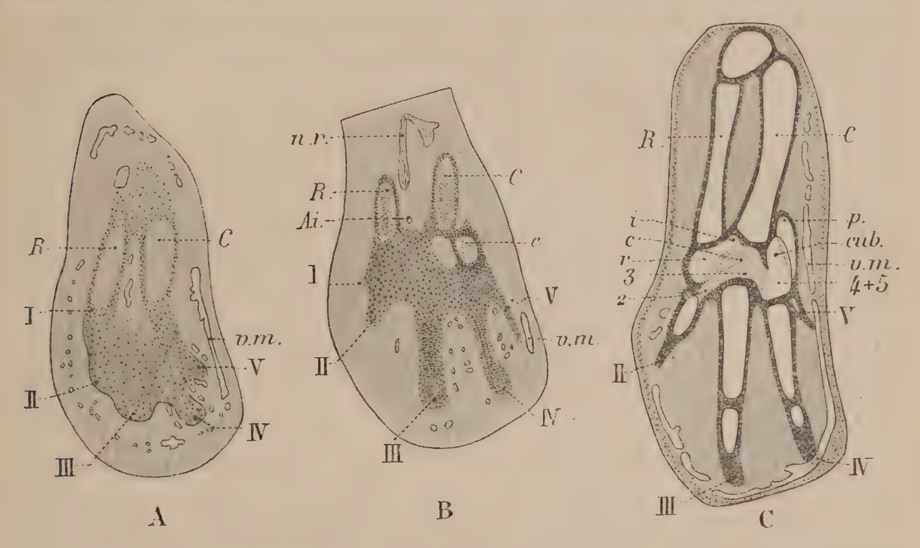


Fig. 210. — *Trois stades successifs du développement de la main du Canard, coupes frontales,* d'après Sieglbauer.

A, embryon de 7 jours, main gauche, grossi 35 fois ; — B, embryon de 7 jours, main gauche, grossi 25 fois ; — C, embryon de 8 jours, main gauche, grossi 20 fois.

Ai., artère interosseuse ; — *c.*, fig. B, cubital ; — *c.*, fig. C, central ; — *cub.*, cubital ; — *i.*, intermédiaire ; — *n. r.*, nerf radial ; — *p.*, pisiforme ; — *r.*, radial ; — *v. m.*, veine marginale.

C., cubitus ; — R., radius ; — 2, 3, deuxième et troisième carpiens distaux ; — 4 + 5, quatrième et cinquième carpiens ; — I à V, les cinq rayons métapodio-digitaux.

saillants, mais non visibles sur le bord libre et répondant au deuxième, troisième et quatrième rayons. Le quatrième est le plus allongé, le troisième moins saillant, est en revanche plus large, le second est à peine marqué. On observe aussi à ce stade des traces des deux rayons extrêmes (I et V), mais elles sont presque insignifiantes et les festons qu'elles forment n'atteignent jamais l'état de traînées précartilagineuses d'une longueur suffisante pour leur mériter le nom de rayons. L'ébauche du premier rayon est indiquée simplement par une légère saillie située immédiatement au-dessous du radius, et dont l'existenc est très éphémère. Celle du cinquième est un peu plus marquée, mais elle ne se déve-

loppe pas davantage. L'observation de ces rayons rudimentaires a permis, contre l'opinion de GEGENBAUR qui regardait comme absents les deux derniers rayons cubitaux (IV et V), d'homologuer les rayons persistants de la main aux deuxième, troisième et quatrième. Ces trois rayons s'allongent beaucoup, particulièrement les deux derniers, qui restent toujours confondus sous une expansion membraneuse commune, tandis que le deuxième devient libre par son extrémité. Le faible développement des deux rayons extrêmes, on pourrait même dire leur agénésie, au moins pour ce qui regarde le premier, joint au fait que l'extrémité des rayons persistants est d'abord assez éloignée du bord distal du bourgeon de la main (B. fig. 210) et que ces rayons ne forment point de festons saillants sur le bord distal de la main à un moment où leur formation est pourtant assez avancée (C fig. 210), prouvent à l'évidence que la main des Oiseaux ne peut jamais avoir eu l'aspect d'une palette étalée à cinq festons, comme on l'a figurée parfois. En réalité cette extrémité présente, dès le début, une disposition et une forme qui indiquent son devenir futur ; elle est aplatie dorso-ventralement, quadrilatère (fig. 210, A) et montre déjà une inclinaison de son axe longitudinal vers le côté cubital du zeugopode, première trace de la disposition caractéristique de la main des Oiseaux sous ce rapport (voy. p. 223).

Les rayons du précartilage que l'on observe dans l'autopode représentent à la fois les pièces métapodiales et les doigts, mais le développement de ces derniers est un peu différent chez les animaux à doigts libres et chez ceux où ils sont réunis par une membrane (autopodes palmés). Les rayons métapodiaux ne sont jamais libres, ils sont toujours réunis à leurs voisins par la substance même de la palette qui s'accroît en même temps qu'eux et suivant le même rythme. C'est pourquoi dans les animaux pentadactyles, où les rayons divergent plus ou moins à partir du basipode, l'extrémité du membre prend la forme d'une palette élargie laissant apercevoir dans son épaisseur les cinq rayons métapodiaux et présentant à son bord distal cinq festons saillants formés par l'extrémité des rayons. Mais ces festons qui s'allongent ensuite par accroissement interstitiel pour former les doigts, comme le montrent les figures ci-jointes d'embryons de Lézards (fig. 211 et 212), sont toujours libres chez les animaux qui ont les doigts libres et séparés à l'état adulte, et il n'y a jamais entre eux de membrane unissante qui se résorberait ensuite dans leurs intervalles, comme on continue à le dire trop souvent malgré les protestations formelles de RETTERER, appuyées autant sur des observations anciennes oubliées ou méconnues, que sur les siennes propres. Une membrane commune ne se montre entre les doigts que là où elle s'observe aussi chez l'adulte, comme on le voit bien chez les

Chiroptères, dans l'aile des Oiseaux, et comme on peut l'imaginer aisément chez les Otaries et chez les Cétacés. Tous ces faits montrent à l'évidence que l'autopode des Amniotes ne présente point dans son développement une même forme commune répétant la forme pentadactyle ancestrale supposée, car si l'on peut dire avec Braus que « dans la plupart des cas on peut encore trouver ontogéniquement les ébauches de cinq rayons de précartilage » (p. 306), celles de ces ébauches qui ne se développeront pas sont trop insignifiantes pour influencer aucunement la forme de l'autopode, comme on le voit bien pour l'aile avienne, et par conséquent la forme pentadactyle n'est vraiment jamais réalisée. Quant à la présence des *ébauches* des cinq rayons, il ne faut pas s'en prévaloir comme la preuve d'une répétition ancestrale quelconque, car elles ont purement la valeur d'une disposition très générale et point du tout celle d'un type particulier réalisé dans une forme simple. Nous reviendrons ailleurs sur la signification qu'il convient d'accorder aux ébauches. Pour le moment nous nous contenterons d'ajouter, afin de bien marquer le caractère du développement de l'autopode, cette conclusion de Retterer qu'il formule pour les Mammifères seuls, mais qui doit certainement être étendue à tous les Amniotes : « Les extrémités des membres ne passent plus, chez les espèces actuelles, par les mêmes étapes que chez leurs ancêtres ; la forme originelle a disparu, s'est perdue, chez les Tétradactyles, les Didactyles, les Monodactyles, où l'on retrouve seulement le type modifié par l'adaptation » 02, p. 489, ce qui, pour lui, est une preuve de la transmission des caractères acquis.

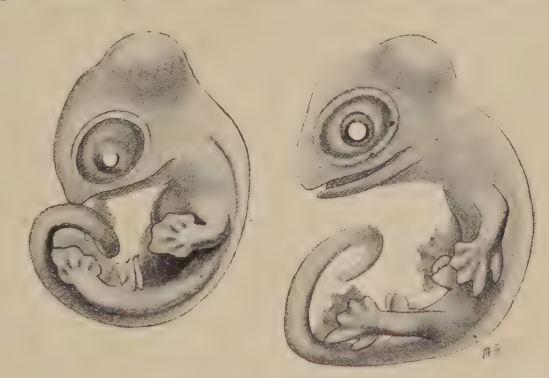


Fig. 211 et 212. — *Embryons de Lézard gris montrant deux stades consécutifs du développement des membres, et particulièrement de l'autopode.*

Le bourgeonnement de la partie rayonnée de l'autopode a été un peu méconnu chez les Amniotes et c'est précisément cela qui avait fait méconnaître à son tour le véritable développement des doigts. On considérait tacitement tout ce développement du squelette autopodial comme une différenciation produite au sein de la palette primitive, et il paraissait tout naturel que cette palette ait une forme initiale commune à tous les types, tandis qu'en réalité sa forme ne se conditionne que par

celle du précartilage qu'elle renferme, et apparaît différente dès que celui-ci se constitue.

Chez les Amphibiens le bourgeonnement des rayons est beaucoup plus net, parce qu'il n'est pas synchronique pour tous, mais s'effectue successivement pour chacun d'eux. Un premier rayon se forme dans le prolongement du zeugopode et atteint un développement assez marqué, tandis que les autres sont encore à l'état de bourgeons (fig. 213). Dans les Tritons,

A B C D E

F G H

FIG. 213. — *Développement du membre antérieur de* Triton taeniatus, d'après STRASSER.
A, embryon de 7 millimètres ; — B, de 7,5 ; — C, de 8,5 ; — D. de 9 millimètres ; — E. de 9,5 ; — F, de 11,5 ; — G, de 14 millimètres ; — H, de 19 millimètres.
a, bourgeon du doigt radial ; — *b*, second doigt (doigt initial) ; — *c*, troisième ; — *d*, quatrième ; — *b. m.*, bourgeon du membre ; — *tr.*, tronc.

dont la main possède seulement quatre rayons, le premier formé répond au second doigt définitif. Il apparaît ensuite un rayon sur son bord radial, puis deux successivement sur son bord cubital, et lorsque ces deux derniers sont développés, c'est le troisième qui l'emporte en longueur (STRASSER). Chez ces animaux la formation du cartilage est plus précoce que chez les Amniotes et le membre prend un aspect achevé plus tôt que chez ceux-ci où il conserve longtemps l'aspect lourd et peu distinct d'une ébauche embryonnaire molle.

Que la base du membre soit le siège d'un accroissement très intense est un fait indubitable. Cet accroissement est prouvé premièrement par l'allongement des deux premiers segments du membre, à peine marqués tout d'abord, ensuite par les changements d'orientation que les membres

offrent dans les différents types, ou même aux deux extrémités d'un même animal, et par les rapports si différents que l'humérus offre avec l'omoplate chez les divers Mammifères. Tous ces changements s'effectuent à la période du squelette précartilagineux, ou du moins pendant le temps où la majeure partie du squelette est encore précartilagineux, notamment au niveau de la racine du membre et des grandes articulations où le précartilage persiste pendant longtemps.

Les rapports différents de l'humérus avec l'omoplate à qui il présente son extrémité proximale, tantôt par sa face dorsale (Coureurs), tantôt par son bord interne (Homme), dépendent encore de proliférations produites dans la zone de précartilage qui unit ces deux pièces et dans les régions environnantes comme le montrent les déplacements que subit l'omoplate elle-même par rapport aux axes du corps et qui sont bien différents de sa migration dont on parlera plus loin. On a vu en effet que l'omoplate était située tantôt dans un plan parasagittal (Coureurs), tantôt dans un plan frontal avec son axe antéro-postérieur (Chiroptères), tantôt dans un plan frontal, mais avec son axe transversal (Homme). Ces situations diverses ne peuvent s'expliquer que par la prolifération de la zone précartilagineuse située entre l'omoplate et l'humérus, en même temps que par le mode particulier d'accroissement du thorax. Ce dernier fournit le plan sur lequel repose le scapulum, et la formation de ce plan dans les animaux à omoplate frontale nécessite un mode d'accroissement particulier des côtes au voisinage de la colonne vertébrale, élargissant les gouttières costales et donnant un thorax plus ou moins doliiforme ou aplati dorso-ventralement, au lieu du thorax caréné des Coureurs. Enfin, les rapports particuliers que présente l'humérus avec les parois thoraciques auxquelles il est presque accolé chez les Coureurs, le bras étant relié au tronc par la peau commune qui les recouvre tous les deux jusqu'auprès du coude, montrent que chez ces animaux le mode d'accroissement de la racine du stylopode doit être tout autre que dans les animaux où le bras est libre sur la plus grande partie de son étendue, étant donné que dans tous les cas l'ébauche initiale du membre semble s'écarter également du tronc. Et si l'on admet que chez les animaux à bras libre le pédicule de l'ébauche du membre contient par parties égales le stylo-et le zeugopode qui n'ont qu'à se développer ensuite interstitiellement, chacun suivant sa grandeur définitive, il est fort probable que chez les animaux à bras adhérent, la partie basilaire du stylopode ne se développe que peu à peu, par un mode d'accroissement spécial qui lui permet de rester sous la peau du tronc sans faire saillie au dehors.

Des déplacements importants se produisent aussi au niveau de l'angle

stylo-zeugopodique, surtout dans le membre antérieur. Ainsi dans l'embryon humain la tête du radius est d'abord placée dans le coude un peu en avant du cubitus, pour venir se mettre plus tard tout à fait en dehors de lui. La situation de cette tête radiale en avant du cubitus (Coureurs) ou même entièrement en dedans de lui (Monotrèmes), permettent de supposer que des migrations de cette tête, inverses de celle qui a été observée chez l'Homme se rencontrent chez ces animaux.

Nous verrons plus loin les rapports qui existent entre la prolifération du précartilage en des points déterminés de l'ébauche presquelettogène continue du début, et ce que l'on a appelé les torsions. Pour le moment il faut examiner la transformation en cartilage du tissu squelettogène, transformation qui a commencé pendant la phase au cours de laquelle les déplacements et changements sus-indiqués se sont effectués.

2° *Squelette cartilagineux.* — La formation du cartilage est en rapport étroit avec le développement propre des pièces squelettiques ; en effet celles-ci ne prennent leur forme parfaite et ne se séparent les unes des autres qu'après qu'elles ont revêtu l'état cartilagineux.

Le cartilage apparaît d'abord de part et d'autre de l'attache du membre, c'est-à-dire dans la ceinture, au delà de la future cavité articulaire, et dans le corps du stylopode, puis il se forme successivement dans les différents segments du membre, ne se montrant dans les plus distaux qu'en dernier lieu. Il naît par la différenciation histologique indiquée plus haut, et qui produit d'une part des cellules cartilagineuses le plus souvent arrondies, d'autre part une substance fondamentale hyaline assez résistante. Mais loin de former comme on le croyait à un moment donné une coulée continue, le cartilage apparaît indépendamment dans chaque pièce squelettique et en particulier au centre, au cœur même de cette dernière, laissant longtemps encore sa périphérie et surtout ses extrémités à l'état de précartilage. Pour donner une idée de la marche de la transformation en cartilage nous indiquerons d'après W.-H. Lewis comment elle procède dans le membre antérieur chez l'embryon humain.

Dans le stylopode le cartilage apparaît (embryon de 11 millimètres), sous la forme d'un nodule olivaire, allongé, occupant le milieu de la diaphyse. Le proximum huméral, formé de précartilage, est continu avec le scapulum et la base du coracoïde. Le distum, qui paraît plus avancé, montre déjà les condyles interne et externe, mais ces deux extrémités de stylopode sont encore à l'état de précartilage et ne sont pas séparées des pièces voisines par des fentes articulaires. A 14-16 millimètres le cartilage s'est étendu jusque dans le condyle

proximal et dans les deux condyles distaux, mais tous ces condyles sont encore entourés par beaucoup de précartilage destiné à les accroître. Les tubérosités de l'humérus sont à l'état de précartilage, une portion de la tête humérale est continue avec la base du coracoïde, comme si une partie de cette dernière devait être plus tard incorporée à l'humérus. Dans l'embryon de 18 à 20 millimètres les tubérosités et les condyles sont devenus cartilagineux, mais sont encore revêtus de précartilage, il n'y a pas de fentes articulaires. Celles-ci se forment plus tard (embryon de 25 millimètres) ; elles apparaissent avec la forme et la situation qu'elles offriront chez l'adulte, bien avant les mouvements qui se passeront à leur niveau, de telle sorte que les arrangements organiques qui les concernent précèdent le fonctionnement, bien loin d'être déterminés par celui-ci.



Fig. 214. — *Membre postérieur d'embryon de Lapin de 13 jours. Autopode et zeugopode au stade précartilagineux avec quelques noyaux de cartilage au début de leur apparition.*

r., rayons métapodio-digitaux ; — *styl.*, stylopode ; — *t.*, tarse ; — *v.*, vaisseaux ; — *zeug.*, zeugopode.

Le développement des cavités articulaires s'effectue de la manière suivante : lorsque le cartilage a envahi toute la pièce squelettique jusqu'à ses futures surfaces articulaires, le précartilage qui unit encore à ce moment les pièces contiguës se transforme en mésenchyme clair et forme une couche plus ou moins épaisse occupant toute l'étendue de la future cavité articulaire. Si celle-ci doit renfermer des ménisques ou des ligaments internes, ces parties sont représentées par du précartilage persistant, comme réservé par l'interruption de la différenciation histologique à leur niveau, et dont la forme, voisine de celle qu'elles auront définitivement, est conditionnée, par la transformation autour d'elles du précartilage en mésenchyme clair. Ainsi se constituent ce que l'on a appelé les *bandes articulaires* à cause de leur aspect sur les coupes où elles forment une zone intermédiaire aux deux pièces cartilagineuses en rapport. Ces bandes sont simples s'il n'y a

point de ménisques, elles sont compliquées dans le cas contraire. Finalement le mésenchyme clair disparaît çà et là par fonte cellulaire, et il se forme des cavités, d'abord limitées, puis qui s'étendent et confluent plus tard les unes avec les autres pour donner la cavité articulaire. La capsule qui limite cette dernière sur les côtés se différencie, en même temps que les ligaments qui la renforcent, aux dépens d'une couche du précartilage primitif qui n'a pas subi la transformation mésenchymateuse et qui forme un manchon réunissant les segments squelettiques. La formation des grandes cavités articulaires (épaule, hanche), ne commence guère que chez des fœtus de 25 à 30 millimètres (Homme). Celle des autres cavités suit peu à peu, en progressant de la racine à l'extrémité du membre. Les premières cavités articulaires du carpe s'observent dans les fœtus humains de sept centimètres.

La formation des fentes articulaires achève de donner aux pièces squelettiques leur forme et leur individualité. Cette dernière s'est manifestée peu à peu, au fur et à mesure que le cartilage se développait au sein du précartilage, les condyles et les tubérosités se formant en dernier lieu, lorsque la pièce squelettique se trouve amenée par l'état avancé de l'accroissement du précartilage dans des conditions topographiques telles que ces saillies se disposent naturellement au point où elles doivent se trouver pour exercer leur fonction. Ainsi le condyle proximal de l'humérus humain se forme sur le bord interne de la tête lorsque l'humérus a pris vis-à-vis du scapulum la situation particulière qu'il offre chez l'Homme. Par suite de cette situation les deux tubérosités occuperont aussi une position un peu spéciale, la médiale étant reportée en avant et beaucoup plus rapprochée du côté latéral que dans d'autres cas. Chez les Chauves-souris où l'axe huméral a une direction tout à fait particulière vis-à-vis de l'omoplate et où le condyle huméral est placé tout entier sur la face d'extension de l'os, les deux tubérosités sont placées de part et d'autre de ce condyle aux deux extrémités d'un même diamètre comme elles devaient l'être dans l'archétype, la médiale étant toutefois située ventralement, la latérale dorsalement à cause de la situation de l'humérus.

On comprend dès lors pourquoi le cartilage apparaît d'abord au centre de chaque pièce, les extrémités de celle-ci restant longtemps encore à l'état de précartilage. Ce dernier tissu est l'instrument de l'accroissement et par suite des changements de forme auxquels sa mollesse et sa richesse en éléments actifs de prolifération (protoplasme et noyaux) se prêtent aisément. Le cartilage, plus dur, par suite moins déformable, n'apparaît qu'ensuite et sa forme — au moins dans ses traits essentiels — se modèle d'après les circonstances dans

lesquelles se trouve la pièce qu'il constitue, c'est-à-dire d'après les rapports qu'elle présente à ce moment avec les éléments voisins (squelette et muscles), et l'on a vu déjà pour l'un de ces éléments (le squelette), combien ses formes sont variables suivant les espèces, dans le bassin par exemple .La pièce squelettique ne subit donc point de transformations proprement dites au cours de son développement, elle n'a pas d'abord une forme qu'elle changerait plus tard en une autre. Elle n'apparaît que lorsque le segment de membre auquel elle appartient, représenté jusqu'alors par un syncytium embryonnaire, le précartilage, a pris ses connexions essentielles avec les autres parties, et par conséquent elle réalise d'emblée la forme commandée par ces connexions. La première ébauche des diverses pièces du squelette proprement dit n'est pas représentée en réalité par le précartilage, mais par le cartilage seulement et ce n'est que par métaphore que l'on peut parler d'un stylopode ou d'un zeugopode précartilagineux, car il est impossible de limiter exactement ces parties dans le précartilage continu ; mais cette manière de s'exprimer n'a pas d'inconvénients si l'on a bien présent à l'esprit le développement qui vient d'être exposé. Le précartilage n'est que l'instrument de l'accroissement et des changements de forme qui en résultent : c'est le tissu embryonnaire riche en potentialités, qui fournit l'appareil squelettique tout entier, aussi bien ses pièces dures que leurs divers ligaments. Ce dernier fait, joint à la valeur du précartilage comme instrument d'accroissement rapide, explique la continuité parfaite de l'ébauche squelettogène au début et pendant une longue période de la vie embryonnaire.

Le cartilage une fois formé pourra bien évidemment modifier un peu sa forme, augmenter l'étendue de ses apophyses ou de ses tubérosités développer sous l'influence du fonctionnement ou modifier la saillie de ses condyles articulaires, comme on le voit pour la tête de l'humérus chez l'Homme, (torsion humérale intra-fœtale), mais ce ne sont que de bien faibles modifications à côté des transpositions des tubérosités ou du condyle proximal d'une face à l'autre de l'os comme on le voit chez l'Homme par rapport aux Quadrupèdes.

Dans le zeugopode le développement du cartilage se présente d'une manière identique à ce que nous avons vu pour le stylopode. Il apparaît dans les deux bords, cranial et caudal, de la lame précartilagineuse, deux tigelles cartilagineuses répondant aux deux os du zeugopode. Le milieu de la lamelle, devenu plus clair, formera la membrane interosseuse. Dans les animaux où celle-ci n'existe pas et où les deux os se confondent plus ou moins, la bande claire du milieu n'apparaît pas et les deux tigelles cartilagineuses sont reliées entre elles par du précar-

tilage d'où facilité de la soudure ultérieure des deux os qui leur succèdent. Le cartilage apparu d'abord dans la partie moyenne du zeugopode envahit peu à peu ses extrémités. Dans l'embryon humain de 14-16 millimètres, il s'étend dans l'olécrane, mais il n'arrive dans les apophyses coronoïde et styloïde du cubitus que dans l'embryon de 18-20 millimètres (W. H. Lewis), et dans ce dernier, les extrémités du zeugopode sont encore reliées aux segments voisins par une épaisse couche de précartilage dans laquelle n'existe aucune fente articulaire.

Les pièces squelettiques du zeugopode se modèlent ainsi peu à peu au sein de la masse embryonnaire du précartilage, et comme dans le stylopode, elles obéissent en se formant aux conditions que leur imposent leurs connexions. Ainsi, comme l'a montré Retterer, dans l'embryon très jeune de Cheval, le cubitus arrive au niveau de l'extrémité inférieure du radius, mais ce dernier seul se développe par en bas et dépasse bientôt la pointe inférieure du cubitus, formant à lui tout seul la surface articulaire pour le carpe, de sorte que l'extrémité inférieure articulaire du cubitus n'existe jamais chez les Solipèdes. Cet exemple, que l'on pourrait multiplier, montre à merveille que le développement de chaque pièce squelettique est propre à chaque espèce et ne reproduit point les formes successives d'une série ancestrale quelconque. Mais il faut pour s'en rendre compte examiner les choses d'une manière concrète, et ne pas prendre pour elles les idées générales que leur nom représente. Ainsi, de ce que l'on voit deux tigelles cartilagineuses sensiblement égales au début du développement de l'avant-bras des Chiroptères, on a conclu qu'à ce moment l'embryon répétait un stade ancestral dans lequel les deux os du zeugopode étaient également développés, tandis que le cubitus est très atrophié chez les Chauves-Souris adultes. Mais ces deux tigelles ne sont égales que parce que l'on se trouve au début même du développement et que les conditions de ce dernier leur imposent cette égalité. En effet, naissant chacune près d'un bord de la lamelle squelettogène primitive, elles ne peuvent être autrement qu'égales ou à peu près puisqu'elles sont séparées l'une de l'autre par un espace interosseux longitudinal. L'étendue que réclame le cartilage pour se former et qui doit répondre à un certain nombre de files de cellules, l'étendue de l'espace interosseux, font que forcément ces trois parties, les deux tigelles et leur intervalle, diffèrent peu entre elles. Mais il n'y a point là de stade ancestral, car il n'y a en réalité ni radius, ni cubitus, il n'y a qu'un commencement de ces pièces et ce commencement est forcément identique pour les deux cas puisqu'il répond à leur partie moyenne, celle qui n'offre pour ainsi dire aucun caractère spécial contrairement à leurs extrémités qui, elles, diffèrent beaucoup suivant les

types. Plus tard, à mesure que la forme définitive se précisera, et que les connexions s'établiront avec leur formule définitive, le radius l'emportera sur le cubitus qui, cessant tout simplement de s'accroître suivant le même pas que son voisin (comme l'a fait, dans l'exemple ci-dessus, le cubitus du Cheval) prendra bien vite les rapports et la forme qu'il offre chez l'adulte, sans avoir pour cela besoin de subir une atrophie quelconque.

Dans le basipode précartilagineux continu apparaissent des noyaux cartilagineux répondant, d'une manière générale, aux os canoniques. Au carpe, chez l'Homme, l'apparition de ces centres cartilagineux se manifeste dans les embryons de 14-16 millimètres (W. H. Lewis) ; la série distale (trapèze, trapèzoïde, grand os, os crochu) est complète, dans la rangée proximale le scaphoïde et le pyramidal sont cartilagineux, mais le semilunaire et le pisiforme sont constitués uniquement de précartilage. Ils sont cartilagineux au stade de 18-20 millimètres seulement. Un central cartilagineux apparaît constamment chez l'Homme (embryon de cinq semaines), il disparaît plus tard, soit en se fusionnant avec l'un des os voisins, soit par résorption (Graefenberg).

Il y a en général autant de noyaux cartilagineux que d'os canoniques, cependant il s'en faut que cette règle s'observe toujours. A mesure que les observations se sont multipliées pour un même type, et étendues à un plus grand nombre de types différents, on s'est de plus en plus rendu compte que l'on était loin de la simplicité et de l'uniformité supposées sur la foi de la loi biogénétique. Une pièce aussi importante, phylogénétiquement que le central, manque constamment dans les Artiodactyles actuels et dans les Équidés (Rosenberg, Retterer).

Dans l'aile des Oiseaux la chondrinisation de la plaque basipodiale précartilagineuse ne donne pas lieu à des cartilages distincts répondant aux pièces canoniques, et aussi faciles à distinguer que chez les Mammifères. Les auteurs qui ont étudié ce sujet sont trop peu d'accord pour qu'il soit possible d'indiquer ici leurs discussions, mais je résumerai les résultats du travail récent de Sieglbauer pour donner une idée de la manière dont les choses se passent. Au début il apparaît dans la plaque précartilagineuse un cartilage arrondi placé dans le prolongement du cubitus ; c'est le représentant de la pièce cubitale (fig. 215 B.). Il s'étend bientôt distalement jusqu'à la base des quatrième et cinquième métacarpiens et forme une pièce unique répondant à la fois au cubital et au quatrième et cinquième carpiens distaux. Sur le bord radial du basipode se différencie un cartilage représentant le radial et qui se continue, sans démarcation, avec l'intermédiaire (fig. 215. C.). Le reste du cartilage basipodial forme une masse homogène où l'on a peine à distinguer les

parties si diversement nommées par les auteurs. Cependant on lui reconnaît une forme en croissant épais, à concavité distale, qui laisse déjà deviner le futur condyle articulaire du carpo-métacarpien (c. fig. 215. C.). De la convexité de ce croissant se différencie un cartilage arrondi, représentant le central, qui va passer dans le ligament interosseux du carpe dont il fournira sans doute le ménisque. Le reste du croissant répond aux deuxième et troisième carpiens distaux. A mesure qu'il se chon-

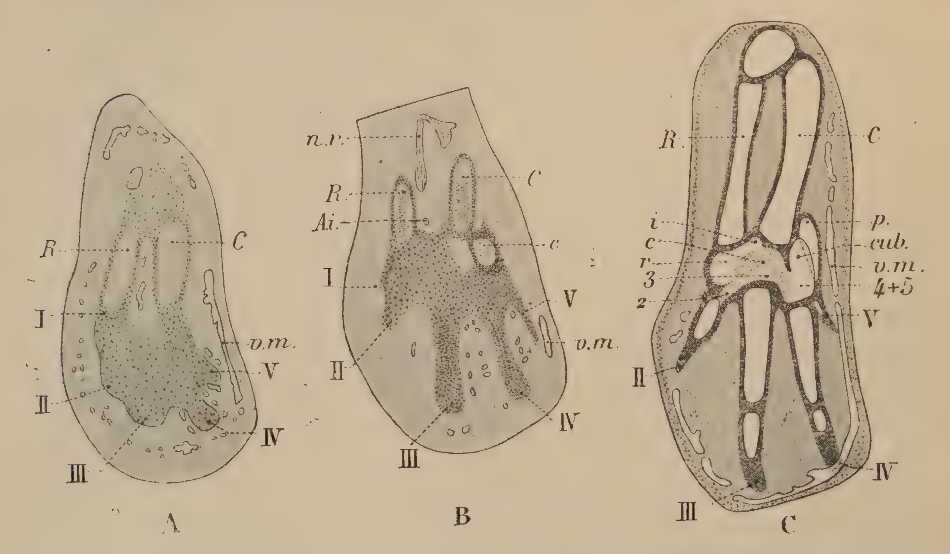


Fig. 215. — *Trois stades successifs du développement de la main du Canard, coupes frontales*, d'après Sieglbauer.

A, embryon de 7 jours, main gauche, grossi 35 fois ; — B, embryon de 7 jours, main gauche, grossi 25 fois ; — C, embryon de 8 jours, main gauche, grossi 20 fois.

Ai., artère interosseuse ; — *c*, fig B, cubital ; — *c*, fig. C, central ; — *cub.*, cubital ; — *i.*, intermédiaire ; — *n. r.*, nerf radial ; — *p.*, pisiforme ; — *r.*, radial ; — *v. m.*, veine marginale;

C., cubitus ; — R., radius ; — 2, 3, deuxième et troisième carpiens distaux ; — 4 + 5, quatrième et cinquième carpiens ; — I à V, les cinq rayons métapodio digitaux.

drinise il se sépare de la pièce radio-intermédiaire située au-dessus de lui, et il forme un arc cartilagineux continu, constitué maintenant par tous les carpiens distaux, les deux derniers s'étant séparés du cubital avec qui ils étaient d'abord confondus, et s'étant unis avec les deux précédents. Cet arc cartilagineux formera le condyle carpo-métacarpien comme on le voit dans la fig. 216, B. Il est séparé par la fente intercarpienne des carpiens proximaux représentés par le radio-intermédiaire et par le pisiforme avec qui s'est confondu le cubital, et qui forme la plus grande partie de la pièce souvent considérée comme représentant uniquement ce dernier (Norsa). La dernière description parue de la

genèse du carpe des Oiseaux (PREIN 1914) ne s'accorde entièrement avec aucune de celles de ses prédécesseurs, pas plus que celles-ci ne s'accordaient entre elles. Toutes ces contradictions montrent combien la réalité répond peu à la simplicité et à la régularité que laissait supposer la loi biogénétique.

Mais il ne faut pas considérer dans le basipode que le nombre des pièces squelettiques et leurs homologies générales fondées sur leurs rapports topographiques et leurs connexions essentielles. Il faut aussi envisager leur structure propre et les parties que chacune d'elles comprend. On voit alors que dans l'autopode comme dans les autres segments ces pièces ont un développement particulier, spécifique, qui les différencie de leurs homologues dans les autres types. Les pièces extrêmes des séries basipodiques qui, chez les Ongulés, se prolongent du côté palmaire pour former le basipode cylindrique de ces animaux, possèdent évidemment des parties qui manquent aux pièces correspondantes du basipode des pentadactyles, étalé sur un plan. De même celles de la rangée proximale du carpe des Artiodactyles présentent des saillies ou des cavités s'emboîtant dans des formations correspondantes de l'extrémité zeugopodique et qui manquent totalement dans les mêmes pièces chez les pentadactyles où la rangée proximale forme une seule

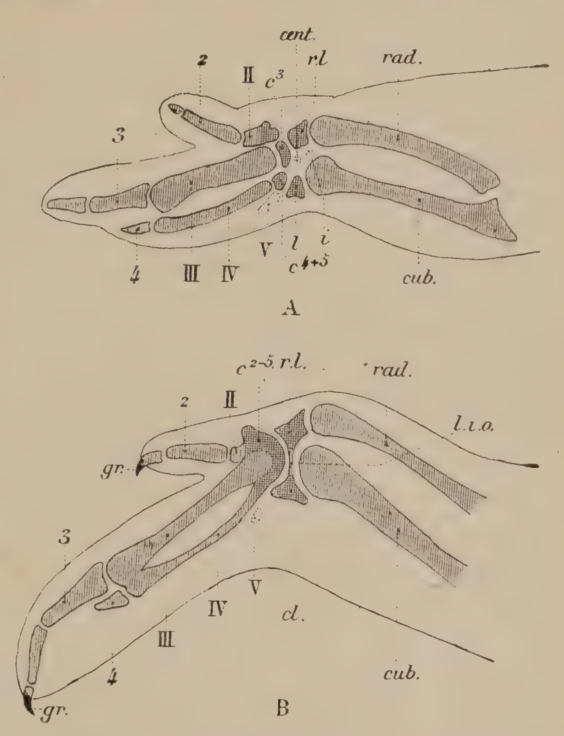


FIG. 216. — *Développement du squelette de la main chez les Oiseaux* (Schéma en partie d'après PREIN).

A, embryon de Poulet de 9 jours; — B, embryon de Poulet de 14 jours.

Le développement des griffes est moins avancé à cet âge que dans la figure.

cent., central ; — *cl.*, cubital ; — *cub.*, cubitus ; — c^2—^{5}, deuxième, cinquième carpiens ; — c^3, troisième carpien ; — c^5+^4, quatrième et cinquième carpiens ; — *gr.*, griffe ; — *i.*, intermédiaire ; — *l.*, (fig. A) cubital ; — *l. i. o.*, ligament interosseux ; — *rad.*, radius ; — *rl.*, radial ; — 2, 3, 4, deuxième, troisième, quatrième doigt ; — II, III, IV, V, deuxième à cinquième métacarpien.

surface articulaire convexe, simple et sans ressaut, jouant dans tous les sens sur l'extrémité légèrement concave du zeugopode. RETTERER, a longuement insisté sur ce fait que, dès sa formation, la surface articulaire zeugo-autopodique montre tous les caractères essentiels qu'elle offre chez l'adulte et est disposée pour le seul fonctionnement qui est propre à ce dernier, loin de présenter des formes diverses se succédant.

La formation du cartilage dans les rayons de l'autopode suit les mêmes règles que dans les autres segments et commence à la base de ces rayons pour se poursuivre jusqu'à leur extrémité, le cartilage formant naturellement dans chaque phalange un noyau propre qui reste longtemps séparé de ses voisins par une abondante couche de précartilage.

Le squelette de chaque doigt se termine par une masse de précartilage qui prend de très bonne heure la forme caractéristique de l'adulte, de manière à fournir à la formation cornée qui s'appuiera sur elle un modèle propre à l'espèce considérée, comme on l'a vu plus haut à propos des sabots des Ruminants et de ceux des Chevaux (p. 335). Aussi entrevoit-on dès l'origine « la forme définitive que prendra la production cornée et l'usage que l'animal devra faire de ses membres. En d'autres termes, il y a appropriation des parties à l'accomplissement d'actions déterminées. » (RETTERER, 85, p. 223).

Chez les Oiseaux les rayons de la main présentent aussi des dispositions qui font prévoir, dès l'origine, leur mode d'utilisation ultérieur. Les métacarpiens se développent énormément par rapport aux doigts. Les deux rayons moyens (III et IV), restent constamment enveloppés dans une membrane commune jusqu'à leurs extrémités digitales qui ne font point saillie au dehors. Le IIe rayon qui d'habitude est réuni avec les autres sur une assez grande longueur par des parties molles s'en sépare ici pour former le seul doigt libre, souvent appelé pouce, le métacarpien correspondant restant très court. Les métacarpiens III et IV, il est vrai, ne sont pas encore soudés à leur extrémité distale (fig. 216, A) et se comportent en cela, comme ceux des animaux dont la main ne s'est pas transformée en aile avienne. Mais cela n'est pas l'indice d'une disposition ancestrale; comme tant d'autres soudures observées dans diverses parties du squelette, celle-ci est une formation secondaire qui doit être nécessairement précédée d'un stade où les pièces sont encore indépendantes, car l'état de parties équivalentes, séparées les unes des autres, est évidemment plus simple et plus favorable aux développements futurs que la présence d'une pièce nouvelle, ayant la forme de la pièce définitive et qui n'aurait pu l'acquérir que par un développement propre très différent de celui des parties voisines. La disposition des phalanges est aussi très variable, la dernière étant toujours très

réduite et pouvant aussi manquer ou se rencontrer, soit dans des espèces voisines, soit chez les divers individus d'une même espèce comme on l'a vu à propos du squelette page 215.

3° *Développement des muscles.* — D'après les observations faites chez les Poissons et chez les Reptiles les muscles des membres viennent certainement de bourgeons émis par les myotomes voisins, mais on n'observe rien de semblable chez les animaux supérieurs. Pourtant certains observateurs ont vu dans des embryons humains de 4 à 5 millimètres une migration diffuse, dans le mésenchyme qui remplit le bourgeon du membre de cellules venues de la partie ventrale et ventro-latérale des myotomes. Bientôt ces cellules émigrées perdent leurs caractères propres et ne se laissent plus distinguer des cellules du mésenchyme dense du bourgeon. Dans l'embryon ayant atteint 9 millimètres, la différenciation des muscles des membres commence. Ils apparaissent sous la forme d'amas plus denses plongés au sein du mésenchyme qui entoure le précartilage, et qui répondent à des muscles ou à des groupes de muscles faciles à déterminer par leur position qui correspond à celle qu'ils auront chez l'adulte. Pour donner une idée concrète nous résumerons ici le développement des muscles de l'épaule et du bras chez l'Homme d'après Bardeen et Lewis.

La masse cellulaire qui donnera les muscles branchiaux de l'épaule apparaît dans l'embryon humain de 7 millimètres comme un amas sombre situé ventralement aux deux derniers myotomes occipitaux et aux deux premiers cervicaux, mais plus en rapport avec les arcs branchiaux qu'avec les myotomes, sans qu'on puisse toutefois déterminer sa première origine. A 9 millimètres elle s'étend jusqu'au quatrième segment cervical et se clive en le trapèze et le sterno-cléido-mastoïdien. A 11 millimètres le trapèze atteint jusqu'au 6e nerf cervical et le sterno-mastoïdien arrive jusqu'au voisinage de l'ébauche claviculaire, alors située loin en avant de la première côte, mais sans l'atteindre. A 16 millimètres le trapèze s'est attaché à l'épine de l'omoplate et à la clavicule, mais il n'est pas encore fixé à l'occipital qu'il n'atteint qu'à 20 millimètres. Le grand dentelé, les rhomboïdes et le levator scapulæ apparaissent dans l'embryon humain de 9 millimètres comme une colonne unique sur la limite ventrale des derniers myotomes cervicaux, sans attaches visibles aux côtes et aux vertèbres qu'elle recouvre. A 11 millimètres, releveur et grand dentelé se distinguent séparément, mais ne s'attachent pas encore à l'épaule, bien qu'ils s'unissent au squelette vertébral. A 14 millimètres, leur attache à l'omoplate se fait.

Les muscles du bras se développent in situ, et quand ils se différen-

cient du blastème dans lequel ils sont contenus, ils ont déjà à peu près la même place que chez l'adulte. A 9 millimètres le précartilage s'est déjà différencié, tandis que les muscles n'apparaissent que plus tard dans la gaine de mésenchyme qui entoure le précartilage et qui se continue très graduellement avec lui comme on l'a vu plus haut. Les ébauches musculaires se voient dans l'embryon de 10 à 11 millimètres et une seule existe en général pour un groupe de muscles voisins. Le deltoïde, le petit rond, les sus- et sous-épineux naissent d'une masse commune avec celle du pectoral. A 11 millimètres le deltoïde se sépare en partie des autres et l'acromion, se formant, sépare le sus-épineux du sous-épineux. De 14 à 16 millimètres ces muscles prennent leur forme propre et à 20 millimètres ils montrent leurs insertions comme chez l'adulte.

Les insertions musculaires et les tendons se forment donc assez tard et seulement lorsque le squelette a déjà atteint un développement assez avancé, notamment lorsque son orientation, ses angles et ses torsions sont à peu près complètement fixés. Elles se forment par une différenciation locale du mésenchyme au milieu duquel les cellules musculaires originelles sont plongées, et elles se trouvent ainsi en union parfaite avec le squelette si parfaitement continu lui-même avec le mésenchyme (v. p. 438). Mais la différenciation de ces insertions ou de ces tendons ne se fait que lorsque l'ébauche musculaire a déjà pris au sein du mésenchyme sa position par rapport au squelette et a revêtu sa forme (au moins dans ses traits essentiels), de sorte que le muscle achève son développement sur place sans avoir à subir ensuite de transpositions ou de modifications importantes. Sa formation est retardée jusqu'au moment où les parties squelettiques auxquelles il doit s'attacher ont pris leurs rapports définitifs, comme le montre la fixation tardive des insertions musculaires à ces pièces. Tant que celles-ci n'ont pas atteint leurs rapports essentiels, et sont susceptibles d'être tordues ou écartées les unes des autres, les cellules musculaires restent soit invisibles au sein de la gaine mésenchymateuse qui entoure le précartilage, soit déjà visibles, mais libres de toute attache, et permettant par conséquent des déplacements assez étendus aux pièces squelettiques qui peuvent les accomplir sans être gênées par la résistance que les muscles ne manqueraient pas de leur opposer s'ils avaient pris appui sur elles. Par ce retard de leur fixation les ébauches musculaires suivent le sort des pièces squelettiques auxquelles elles sont dévolues et peuvent garder aisément la place qu'elles occupent au début, ce qui leur serait impossible dans certains cas, si elles se fixaient de bonne heure. Ainsi la masse des muscles fléchisseurs du bras, toujours placée sur la face ventrale de l'humérus,

peut se trouver reportée avec celle-ci du côté caudal du bras chez les Tortues alors qu'elle est située du côté cranial chez tous les autres, parce qu'elle ne prend ses insertions qu'après la rotation de l'humérus. Si ces insertions avaient été plus précoces, elles se seraient opposées à cette rotation ou bien le muscle aurait été tordu sur lui-même, ce qui aurait gêné ou empêché sa fonction. Le fait que les muscles d'un même groupe naissent généralement d'une ébauche commune justifie amplement la manière dont nous avons décrit les muscles dans la première partie, nous attachant surtout aux groupes de ces derniers et laissant systématiquement de côté les détails particuliers qui ne sont que des adaptations spéciales.

La pénétration intime qui existe dès le début entre le mésenchyme et le tissu musculaire, dont les cellules sont plongées une à une pour ainsi dire au sein de ce dernier, explique bien l'union parfaite qui existe ensuite entre les fibres contractiles et le tissu conjonctif. Ce dernier ne fournit pas seulement aux premières le tissu de soutien et les voies de nutrition qui leurs sont nécessaires, mais il s'associe à elles beaucoup plus intimement et participe dans une large mesure à leur fonctionnement. Comme l'a montré Dubreuil (1910), il forme autour des fibres des manchons hyalins qui leurs sont étroitement accolés et qui jouent un rôle considérable dans la contraction en fournissant aux fibres des appuis échelonnés sur toute leur longueur et non pas limités à leurs extrémités seulement. Ainsi l'action de la fibre contractile et celle de la fibre ou de la substance conjonctive sont synergiques et toutes deux contribuent largement au résultat final. De même l'union si parfaite, anatomique et fonctionnelle, des deux tissus dans le muscle, explique ce que l'on a appelé si improprement la transformation du muscle en tissu fibreux. Il ne peut en effet être question de la transformation d'une fibre musculaire en une fibre conjonctive. Mais une fois le muscle formé, il est parfaitement possible que ses fibres contractiles s'atrophient et disparaissent. Si alors le squelette conjonctif du muscle persiste et peut jouer un rôle comme ligament, il n'est pas douteux qu'il deviendra plus fort, transformant ses minces gaines hyalines en tissu fibreux épais.

L'association fonctionnelle de la fibre contractile et du tissu conjonctif sur laquelle nous venons d'insister se montre non seulement dans la constitution microscopique du muscle, mais aussi dans son anatomie macroscopique où elle est comme depuis bien longtemps au titre des aponévroses de contention ou d'insertion des muscles. Mais les détails donnés ci-dessus ne seront pas inutiles pour faire mieux comprendre le rôle de ces aponévroses et pour expliquer leur développement prépon-

dérant chez les Mammifères où les mouvements musculaires ont une force et une variété infiniment plus grandes que partout ailleurs. Ils doivent faire penser aussi que muscles et aponévroses vont toujours ensemble, et qu'il est injustifié de les opposer trop fortement comme on le fait quelquefois,

Certains ligaments dérivent de muscles existant chez d'autres animaux et on ne peut les considérer comme des formations absolument nouvelles. Il ne faut pas oublier en effet que ces muscles comportaient déjà une forte proportion du tissu fibreux et qu'ils n'ont pas été à proprement parler le siège d'une transformation, mais qu'ils ont simplement développé l'une de leurs parties jusqu'à faire disparaître l'autre.

4° *Rapports neuro-musculaires, développement des nerfs.* — Le premier développement des muscles et des myofibrilles paraît indépendant d'excitations venues du système nerveux central et de l'activité fonctionnelle du muscle lui-même. Les expériences de Harrison montrent que la formation de muscles isolés aux dépens des myotomes et de groupes de muscles est indépendante du système nerveux. De même il ne semble pas que la végétation du tissu conjonctif, des vaisseaux ou des nerfs joue un rôle dans la subdivision des masses musculaires. La cause de cette subdivision réside plutôt dans les masses musculaires elles-mêmes. On peut donc dire finalement que le tissu musculaire strié et les individus musculaires naissent par auto-différenciation. Plus tard, lorsque l'activité fonctionnelle est apparue, le muscle dépend du nerf pour son maintien normal, soit par suite d'influences trophiques, soit par suite de l'activité fonctionnelle.

D'ailleurs au début il n'y a pas liaison immédiate entre nerf et muscle et ces deux parties apparaissent séparément. Les nerfs d'un membre sont déterminés par la place et la largeur de son bourgeon (Harrison). Un bourgeon transplanté emprunte ses nerfs à sa nouvelle région. La distribution des nerfs dans un membre est conditionnée par la structure de ce dernier, c'est-à-dire par la place des divers muscles et des interstices conjonctifs qu'ils laissent entre eux. Même les nerfs étrangers qui pénètrent dans un bourgeon de membre transplanté s'arrangent de manière à donner les nerfs habituels du membre.

Au début de leur apparition (embryon humain de 4 mm. 5), les bourgeons des membres ne renferment aucun nerf. Mais bientôt les branches ventrales des nerfs spinaux atteignent la base du bourgeon et, excitées par sa présence, entrent en prolifération et forment une plaque solide ou un épais plexus de fibres qui s'avance vers l'extrémité en émettant des

branches distinctes. Le plexus pénètre dans le bourgeon à un moment où le précartilage est déjà formé, mais où les ébauches musculaires ne sont pas encore distinctes (embryon de 9 mill.). Cependant les expériences montrent que la situation et la ramification des nerfs dépendent tout à fait des muscles se développant et du squelette. Les principaux nerfs musculaires suivent les septa conjonctifs intra-musculaires de ce muscle.

Le plexus brachial forme dans l'embryon de 9 millimètres une plaque fibrillaire qui, lorsqu'elle atteint le précartilage huméral se fend en une partie dorsale et une ventrale. La dorsale répond au nerf axillaire et au radial, la ventrale aux nerfs musculo-cutané, médian et cubital. A la fin du premier mois les nerfs du bras diffèrent à peine de ceux de l'embryon achevé.

Comme, à cet âge, il ne peut être question d'excitation fonctionnelle quelconque, il semble clair que tout ce développement (squelette, muscles et nerfs) est uniquement le résultat d'une auto-différenciation commandée par l'hérédité. La liaison entre nerfs et muscles ne s'établit qu'assez tard dans le bourgeon du membre, et notamment après que l'embryon a atteint 10 ou 11 millimètres (Homme), c'est-à-dire à un moment où l'orientation et les relations réciproques des segments sont déjà indiquées. Il n'en est pas ainsi pour tous les muscles. Ainsi le muscle diaphragme qui apparaît chez les embryons de 9 millimètres comme une ébauche paire située à droite et à gauche, à la partie caudale de l'ébauche des muscles infra-hyoïdiens, à peu près au niveau du cinquième segment cervical, s'unit dès ce moment à une branche nerveuse, venue de ce segment, le nerf phrénique, et il subit ultérieurement un déplacement très considérable dont le trajet de ce nerf peut donner une idée. Mais il faut remarquer que le nerf phrénique, en raison de son rôle dans la respiration, doit avoir son centre voisin de celui des autres nerfs respiratoires de manière qu'il puisse être influencé en même temps que ces derniers par les mêmes terminaisons nerveuses intra-bulbaires. Il y aurait donc dans ce cas une appropriation précoce à la fonction, comme l'on pourrait en voir une autre dans le retard des liaisons neuro-musculaires dans le membre.

D'ailleurs la liaison entre nerf et muscle n'est pas toujours unique et établie en une seule fois. Ainsi le trapèze apparaît en une masse commune avec le sterno-mastoïdien dans la région occipitale. De très bonne heure le nerf spinal s'unit à cette masse et est entraîné avec elle caudalement, mais plus tard le trapèze reçoit de nouveaux rameaux nerveux venus du plexus cervical. Ces faits illustrent bien les différences de temps que peut offrir la liaison neuro-musculaire. Ils montrent en outre que

bien qu'un muscle soit habituellement innervé par un seul nerf, et que lorsqu'il est innervé par deux nerfs ou plus, c'est qu il a une origine segmentaire multiple, comme les muscles droits et obliques de l'abdomen, le contraire peut aussi arriver et qu'il n'y a pas à ce point de vue de règle absolue.

5º *Déplacements ou migrations des membres.* — Les bourgeons des membres ne sont pas situés tout d'abord à l'endroit même où sera plus tard la racine de ces derniers. Les plus grandes différences s'observent pour le membre antérieur et s'expliquent par la formation et le dégagement du cou qui glisse en avant de la région thoracique. Le déplacement de la ceinture scapulaire et du bras a été plus soigneusement étudié chez l'Homme pour des raisons qui se comprennent d'elles-mêmes. Nous la résumerons brièvement d'après W. H. Lewis. Au début dans un embryon de 4 millimètres 5, le bourgeon brachial est large et s'étend du cinquième disque intervertébral cervical au premier disque thoracique. Dans l'embryon de 9 millimètres, l'omoplate est une masse quadrilatère de précartilage placée au niveau des quatrième et cinquième disques cervicaux. Elle ne présente ni acromion, ni coracoïde et se continue avec la tête de l'humérus, arrondie, placée au-dessus de la première côte. A 11 millimètres le scapulum s'est approché de sa forme définitive et possède un acromion continu avec la clavicule et un large coracoïde, le tout est encore précartilagineux et s'étend des quatre dernières cervicales sur les deux premières dorsales. A 14-16 millimètres le scapulum est en grande partie cartilagineux ; il a émigré en arrière de telle façon que moins de sa moitié seulement est au-dessus de la première côte. A 18-20 millimètres le bras a encore reculé ; l'angle inférieur de l'omoplate est au niveau de la sixième côte, son bord antérieur est sous la septième cervicale. Ces déplacements sont trop en rapport avec la formation du cou qui succède à la disparition des arcs branchiaux effectuée chez des embryons de 14 millimètres pour qu'il soit nécessaire d'insister davantage sur leur explication et nous renvoyons pour plus ample informé à notre travail sur la formation du cou.

Au membre postérieur, les déplacements sont beaucoup moins marqués et le siège de l'articulation sacro-iliaque ne change guère que de la longueur d'une ou deux vertèbres. Mais ce sont là des variations qui se tiennent dans les limites des variations ordinaires, et il n'y a pas lieu d'y insister davantage, si ce n'est pour faire ressortir la différence énorme de la manière de se comporter de la région cervicale à cause précisément de la formation du cou.

3° Première différenciation des os longs et rôle des différentes parties de leur ébauche.

On a vu plus haut que le cartilage se différenciait au sein du précartilage par la formation d'une substance fondamentale claire interposée aux corps nucléo-protoplasmiques qui forment les cellules cartilagineuses. Toutefois substance fondamentale et cellules ne sont point désormais deux formations indépendantes, ayant chacune leur évolution et leur destinée propres. Elles continuent à être très étroitement liées entre elles, quelques nettes que paraissent les limites des cellules, et même si cette limite est marquée par ce que l'on appelle les capsules cartilagineuses, comme le prouvent les mutations incessantes qu'elles présentent à leur contact pendant tout le cours du développement et qui peuvent être considérables sans que le contour extérieur de la pièce soit affecté. L'apparition du cartilage est la première différenciation des os longs, les autres ne vont pas tarder à suivie dans l'ordre indiqué au paragraphe suivant.

1° *Premières différenciations histologiques des os longs.* — L'orientation des cellules cartilagineuses contribue autant que la présence de la substance fondamentale à distinguer le cartilage diaphysaire du précartilage qui l'entoure. En effet, tandis que le grand axe des cellules cartilagineuses est principalement transversal, perpendiculaire à l'axe de la diaphyse, le précartilage, toujours à l'état syncytial, voit ses noyaux s'orienter tangentiellement à la diaphyse et il forme dès maintenant le périchondre embryonnaire.

Contrairement à ce que l'on dit parfois, ce périchondre ne se confond point avec la périphérie du cartilage, il en est séparé par une lame collagène très mince, qui, a été confondue avec l'étui d'osséine formant la première croûte osseuse périchondrale, mais qui doit en être soigneusement distinguée. En effet, cette lame ou *pellicule collagène péridiaphysaire*, comme nous l'appellerons désormais, apparaît avant qu'aucun ostéoblaste ne soit encore visible, comme une mince enveloppe continue, étroitement appliquée contre le cartilage de la diaphyse et qui prend d'une manière très élective les colorants de la substance collagène. Le picro-noir-naphtol lui donne une teinte bleu foncé, qui la rend très visible et permet de la suivre aisément jusque vers la tête des pièces squelettiques où elle s'amincit de plus en plus et se décompose en deux ou trois feuillets très délicats, englobant entre eux les noyaux les plus internes de la couche périchondrale. Ces noyaux ne tardent

pas à entrer en dégénérescence pycnotique et à disparaître plus ou moins complètement, en même temps que les lamelles entre lesquelles ils étaient situés se confondent entre elles pour en former une seule comme vers le centre de la diaphyse.

La pellicule collagène s'observe avant la formation de toute lamelle d'osséine, dans les cartilages très jeunes, par exemple sur les métacarpiens et les phalanges de l'embryon de Poulet de 8 jours. Autour d'elle, le syncytium périchondral qui l'enveloppe est homogène, à noyaux dirigés longitudinalement. Bientôt, à partir du centre de la diaphyse et tout contre la pellicule collagène, certains de ces noyaux deviennent plus volumineux, s'arrondissent et se distinguent par là de leurs voisins, en même temps qu'une légère couche de protoplasma chromophile apparaît autour d'eux. Ce sont les premiers ostéoblastes, encore bien différents des ostéoblastes typiques, plus volumineux, à protoplasme plus chromophile, que l'on observera plus tard. Simultanément les noyaux du périchondre situés en dehors des ostéoblastes embryonnaires, s'allongent, deviennent plus étroits, et il apparaît entre eux des fibrilles collagènes très déliées ; ainsi se forme la couche fibreuse du périoste, dès lors bien reconnaissable.

Dès que les premiers ostéoblastes embryonnaires ont apparu il se forme entre eux et la pellicule collagène une couche continue d'osséine qui se colore d'abord beaucoup moins vivement que la pellicule et qui ne renferme aucun ostéoblaste dans son épaisseur. Peu à peu cet étui d'osséine englobe des ostéoblastes, puis il se colore plus fortement et sa teinte se rapproche de celle de la pellicule, mais celle-ci se distingue encore longtemps comme un liseré plus foncé sur le bord interne de l'étui. Il ne faut pas prendre cette pellicule pour la couche la plus externe de la substance fondamentale du cartilage, car elle se manifeste bien avant que cette substance prenne, au moment de la calcification, une teinte analogue à la sienne, et elle forme souvent des plis saillants qui se soulèvent librement à la surface du cartilage.

Le premier étui périchondral formé autour de la diaphyse comprend donc à la fois la pellicule collagène et une lame d'osséine qui la double. Il importe de le distinguer sous le nom d'*étui périchondral primaire* du reste des formations périostiques. En effet, il est d'abord continu sur tout le pourtour de la diaphyse, tandis que les lames périostiques qui se forment autour de lui ne le sont point. Ces dernières naissent dans des nids d'ostéoblastes embryonnaires, et apparaissent çà et là comme de petites flaques irrégulières d'osséine, d'abord faiblement colorables. Certaines d'entre elles s'appuient contre l'étui primaire avec lequel elles se confondent en partie, mais la plupart sont situées en dehors de cet

étui dont elles sont séparées par des vaisseaux et par du tissu conjonctif embryonnaire, de sorte qu'elles forment des plaques discontinues, comme des écailles, ainsi que l'a déjà fait remarquer Dubreuil, à peine réunies entre elles par quelques ponts insignifiants.

La pellicule collagène est une limite très importante pour l'individualisation du cartilage. En effet, elle se trouve partout où la différenciation du précartilage produit des tissus qui doivent évoluer à part, en formations distinctes et jusqu'à un certain point autonomes. Elle sépare le cartilage diaphysaire du périchondre, et cette séparation est si efficace que les nombreux vaisseaux rampant à la face interne de ce dernier ne pénètrent dans la diaphyse qu'en un seul point, par le trou nourricier. Lorsque la diaphyse s'enfonce dans la tête à la manière d'un emporte-pièce, la pellicule collagène se poursuit autant que la diaphyse elle-même, puis le précartilage qui l'entoure se transforme en deux parties ; l'une externe qui devient du vrai cartilage, et forme la partie latérale de la tête, l'autre interne qui reste molle et donne le périchondre de l'encoche d'ossification. Celle-ci n'est rien autre qu'un nœud de différenciation à partir duquel les transformations s'effectuent dans des sens différents. En effet du sommet de l'encoche enfoncée entre la diaphyse et le pourtour de la tête de la pièce, qui la déborde, partent les formations suivantes : en dedans le cartilage diaphysaire, en dehors le cartilage de la tête et entre les deux l'étui osseux primaire appliqué contre la diaphyse, et en dehors de lui le périchondre répondant à la couche ostéogène d'Ollier. Toutes ces formations s'accroissent à partir du sommet de l'encoche d'où il est facile de suivre des files cellulaires se rendant dans chacune d'elles. Lorsque l'encoche n'est point enfouie dans l'épaisseur de la tête, c'est-à-dire quand la diaphyse ne s'enfonce point dans cette dernière, les choses sont disposées de la même façon, sauf qu'il n'y a pas de cartilage autour de l'encoche, qui reste superficielle et s'incruste simplement dans la surface de l'extrémité squelettique, s'arrêtant un peu au-dessous du cartilage articulaire.

La couche ostéogène ne s'étend pas aussi loin que le périoste fibreux. Elle est limitée, comme l'avait déjà signalé Ollier, à l'étendue comprise entre les deux cartilages de conjugaison lorsqu'ils existent, ou entre les deux encoches lorsqu'ils n'y a pas d'épiphyses. Au delà des encoches, qui peuvent d'ailleurs être à peine marquées, la couche fibreuse seule du périoste se poursuit jusqu'au cartilage articulaire et se confond dans sa profondeur avec le tissu squelettique quel qu'il soit cartilage ou os, sans l'interposition de couche ostéogène.

L'étui périchondral primaire est primitivement continu comme la première paroi diaphysaire des os longs des Vertébrés inférieurs et il

forme, comme elle, un système de Havers unique comprenant toutefois une seule ou au plus deux lamelles concentriques. Il ne s'ossifie pas tout d'abord dans toute sa longueur comme le montrent les coupes d'embryons fixés par l'alcool et non décalcifiés. La partie de la diaphyse où le cartilage est calcifié ne subit point de rétraction par l'action des réactifs, tandis que les parties situées de part et d'autre de cette zone sont rétractées et que l'étui d'osséine qui les entoure s'infléchit doucement pour les suivre. La portion molle de l'étui primaire subit au cours de la croissance de l'embryon un accroissement interstitiel comme le cartilage lui-même sur lequel elle se moule ; c'est pour cela que l'étui, dans certains os longs, a la forme de deux troncs de cône opposés par leur petite base située au centre de la diaphyse. Cet étui est lui-même secondairement morcellé par des vaisseaux venus de la cavité médullaire, en segments dont le bord distal se renverse un peu en dehors, tandis que le bord central reste immobile, et ainsi se forment, au moins dans les cas typiques, des troncs de cônes successifs, orientés en sens inverse à partir du centre de l'os, plus ou moins emboîtés les uns dans les autres et doublés en dehors d'autres cônes analogues d'os périostique. Cette disposition est très favorable à l'accroissement interstitiel de l'ensemble formé par les cônes écailleux et le tissu conjonctif, et cet accroissement alterne avec des phases de résorption modelante, lorsque celle-ci devient nécessaire pour permettre à l'os périostique de s'adapter à la forme du reste de l'os accru.

Le comportement de l'os périostique chez les embryons est très différent pour les différents os ; le schéma d'après lequel l'os périostique formerait dans les os longs une écorce épaisse, représentée sur les coupes longitudinales, par deux cônes surbaissés dont les sommets viendraient presque au contact l'un de l'autre au centre de la diaphyse, tandis que leurs bases répondraient aux bords de la diaphyse en suivant toute leur longueur, n'est vrai que dans certains cas ; dans d'autres, l'épaisseur maxima de l'os périostique n'est point au centre de la diaphyse, mais vers son distum (premières phalanges) ; dans d'autres enfin une bonne partie de l'os périostique provient de l'ossification des insertions ligamenteuses (ligament interosseux de l'avant-bras p. ex.) et se limite, en outre, à une faible portion du contour de la pièce. D'une manière générale, et l'étui primaire, si particulier, mis à part, l'os périostique ne forme point dans l'ébauche squelettique des Mammifères une masse aussi considérable qu'on l'imagine parfois, et l'os enchondral a une part beaucoup plus grande dans la croissance du squelette, quitte à être bientôt plus ou moins complètement détruit ou remplacé par de l'os médullaire. La surface de l'os achevé répond à peu près, pour ce qui regarde sa forme,

à la surface de la pièce cartilagineuse embryonnaire, et tout se passe comme si, dans le développement, les contours primitifs avaient été simplement distendus en conservant tous leurs rapports et toutes leurs proportions de façon à ne rien changer à la forme de la pièce squelettique.

2° *Épiphyses.* — Pour bien comprendre cet accroissement il est nécessaire d'insister sur certaines formations auxquelles on a fait jouer un grand rôle dans sa production, les épiphyses. Les épiphyses sont des points d'ossification spéciaux que l'on trouve aux extrémités des os longs, et que l'on a souvent considérés comme des foyers de production osseuse allant au devant du foyer diaphysaire. De là l'expression d'épiphyse fertile employée par les chirurgiens pour désigner l'épiphyse placée vers l'extrémité de l'os où l'accroissement de celui-ci est prépondérant, cet accroissement étant en effet très inégal d'importance dans les deux extrémités d'un même os. Cette expression est malheureuse parce qu'elle confère à l'épiphyse un rôle qui n'est pas le sien. Loin en effet de participer en quoi que ce soit à l'accroissement, l'épiphyse n'y joue aucun rôle, et ne se trouve à l'extrémité que comme un témoin des changements internes que le cartilage est obligé d'y subir pour pourvoir à l'accroissement des parties de formes très variées qui s'y rencontrent.

Voyons d'abord comment se forment les épiphyses chez les Mammifères où elles existent toujours. Le premier point d'ossification chez ces animaux, comme d'ailleurs chez tous les Vertébrés, est le point diaphysaire. Il est formé chez les Mammifères à la fois par la zone déjà calcifiée de l'étui périchondral primaire qui est située à la hauteur du centre diaphysaire, et par une ossification très discrète du cartilage de ce centre au même niveau. Cette ossification enchondrale est très peu importante et représentée seulement par de fines aiguilles calcifiées discontinues, simples travées directrices cartilagineuses. Elle ne tarde pas d'ailleurs à faire place, par destruction opérée par les vaisseaux, à la cavité médullaire primitive, de sorte que le tout premier point d'ossification de la diaphyse se montre en définitive comme un anneau osseux entourant une petite cavité médullaire. Cet anneau correspond à la partie moyenne de l'étui périchondral primaire. Chez les Mammifères il est bientôt complété par l'os enchondral qui se forme en dedans de lui, de part et d'autre de la petite cavité médullaire primitive limitée tout d'abord au voisinage immédiat du centre diaphysaire. Bientôt l'ossification enchondrale se poursuit vers les deux extrémités de l'os en formant une masse importante de travées, ou de lames osseuses verticales, anastomosées entre elles.

Contrairement à des assertions basées sur l'examen de cas particuliers ou d'os trop jeunes, l'os enchondral, dès qu'il approche de la tête de la pièce squelettique, ne se termine pas par une surface plane mais bien par une surface irrégulière, présentant une ou plusieurs saillies qui s'emboîtent dans le cartilage, non encore entré en voie d'ossification, de l'extrémité, comme l'ont représenté, il y a longtemps Rambaud et Renault. Cette irrégularité de la ligne d'ossification enchondrale est la première indication de la forme irrégulière que revêtira par la suite le cartilage de conjugaison. La croissance de l'os enchondral diaphysaire est plus ou moins rapide suivant les os et suivant les espèces. Dans les pièces proximales des membres cet os atteint, à peu près à la naissance, la tête de la pièce squelettique, entièrement cartilagineuse encore en ce moment, et s'articule avec elle par emboîtement réciproque (Rambaud et Renault). Le mot articuler exprime ici simplement la pénétration de l'os diaphysaire dans la tête cartilagineuse, résultant de l'irrégularité de leurs surfaces correspondantes expliquée ci-dessus. Dans l'extrémité cartilagineuse un ou plusieurs points d'ossification (épiphyses) apparaissent avant la naissance (Ongulés), ou seulement après elle (Homme). Dans les pièces distales (phalanges), l'extension de l'os diaphysaire est beaucoup moins rapide, celui-ci n'approche de la tête que bien après la naissance et l'épiphyse apparaît seulement après la cinquième année (Homme).

On appelle cartilage de conjugaison la bande de cartilage comprise entre les os épiphysaires et diaphysaires. Le cartilage de conjugaison est une lame de cartilage capable d'un travail de prolifération intense, placée, non pas comme on le représente souvent dans les schémas, au point où le cylindre diaphysaire s'élargit pour se continuer avec la tête, mais en plein dans cette dernière, au niveau de son plus grand diamètre transversal. Il n'est pas formé par ce qui reste du cartilage entre l'os diaphysaire et le noyau osseux de l'épiphyse, car il existait déjà avant l'apparition de ce dernier, représenté par une zone épaisse de cartilage formée de couches de cellules empilées les unes sur les autres et qui occupe chez l'embryon la partie supérieure de la diaphyse et l'inférieure de la tête. C'est une zone de prolifération que l'on retrouvera toujours dans tout cartilage à quelque distance de sa surface articulaire, *qu'il y ait ou non une épiphyse osseuse.*

Classiquement cependant, on réserve le nom de cartilage de conjugaison à la bande mince (ne dépassant guère un millimètre d'épaisseur) qui, pendant une longue période après la naissance relie la diaphyse avec les épiphyses et qui ne disparaît qu'avec la fin de la croissance.

Chez les Mammifères le cartilage de conjugaison n'est pas plan comme

on le figure schématiquement, ni simplement ondulé ou même gondolé ; mais il offre une forme très tourmentée quoique très précise, différente pour chaque extrémité osseuse dans une même espèce et pour la même extrémité dans les différentes espèces. Arthur Thomson a fait remarquer que la suture diaphyso-épiphysaire, représentée par le cartilage de conjugaison, a la forme d'une série de projections coniques de la diaphyse emboîtées dans des cavités correspondantes de l'épiphyse. Cet emboîtement est si parfait que dans les premières phalanges des animaux de boucherie (fig. 217), si l'on fait disparaître le cartilage par



Fig. 217. — *Première phalange d'un doigt du Porc jeune, avec son épiphyse.*

A, la phalange entière vue latéralement ; — B, surface diaphysaire de l'épiphyse montrant au milieu une saillie cruciforme avec des cavités entre les bras de la croix ; — C, surface épiphysaire de la diaphyse montrant à ses angles les saillies s'emboîtant dans les cavités correspondantes de l'épiphyse, et une dépression cruciforme pour la saillie de l'épiphyse.

l'ébullition, il est impossible de déplacer latéralement les deux segments de l'os remis dans leur situation naturelle. La même chose s'observe, à des degrés divers, dans les autres os.

A. Thomson pense que la forme de cette suture est déterminée directement par le fonctionnement du membre et il a donné, pour le distum du fémur, la description d'une série de formes qui témoigne en faveur de cette idée. Mais comme les épiphyses apparaissent souvent (Ongulés) avant la naissance, on ne peut pas dire que leur forme tient à cette cause. Elle paraît plutôt en rapport avec la forme de la tête osseuse et avec le fait que le cartilage de conjugaison, étant situé en plein dans celle-ci,

se trouve en rapport par sa face diaphysaire avec le bulbe de l'os, à la forme compliquée duquel il doit s'adapter. En effet l'os enchondral s'épanouit dans le bulbe de l'os en faisceaux divergents et inégaux de travées osseuses. Ces travées ne peuvent être formées que par des files de cellules cartilagineuses dirigées comme elles-mêmes, et, comme ces files sont toujours perpendiculaires au plan du cartilage de conjugaison, dans le point où elles prennent naissance, ce cartilage doit avoir lui-même des directions variables suivant la direction des faisceaux d'os enchondral qui en partent.

C'est donc dans le mode d'accroissement et dans la forme de l'os, plus que dans une raison de solidité articulaire, qu'il faut chercher la cause de la forme compliquée du cartilage de conjugaison. D'ailleurs, on sait que les prétendus décollements épiphysaires se font dans l'os et non dans le cartilage, ce sont des fractures juxta-épiphysaires.

Le cartilage de conjugaison s'accroît à la fois en longueur et en largeur comme la tête osseuse elle-même. Sur ses bords, il est en rapport (Ollier) avec le périoste qui suit ainsi l'accroissement transversal de cette dernière.

La face diaphysaire du cartilage de conjugaison prend une part très considérable à l'allongement de l'os et qui diffère pour l'une et l'autre extrémité du même os. L'accroissement sur sa face épiphysaire est au contraire très faible et presque insignifiant. La totalité de l'accroissement due aux cartilages de conjugaison, dès qu'ils ont atteint leur forme parfaite et une individualité indubitable, est considérable. Pour l'humérus humain par exemple on peut admettre d'après les données de Rambaud et Renault qu'ils ont fourni au moins 15 ou 20 centimètres de la longueur totale de l'os et ceux du fémur environ 30 centimètres. L'épiphyse est toujours une plaque assez mince, relativement à la tête de l'os. Elle peut êt e formée d'un ou de plusieurs noyaux osseux qui se réunissent entre eux plus ou moins tard. C'est là un épisode de l'ossification dont la signification est encore obscure, mais, de ce que l'on sait déjà, de ce qui a été dit ci-dessus et d'observations comparatives qu'on trouvera plus loin, il est clair que ce n'est pas l'épiphyse osseuse qui importe, mais le cartilage qui doit prendre la première place dans les considérations sur la formation des os. De cette manière le problème de cette formation est porté sur son vrai terrain et étendu à tous les cas, car le cartilage de conjugaison ne s'observe pas dans les os longs seulement, mais dans tous les os. Ainsi le cartilage unissant les arcs et le corps de la vertèbre est un vrai cartilage de conjugaison, et les cartilages qui occupent la rencontre des trois os du bassin dans la cavité cotyloïde se comportent exactement de la même façon. D'autre part, lorsque la

forme de la tête osseuse est simple, comme dans le distum des premières phalanges, l'accroissement se fait par une bande de cartilage située à quelque distance de la surface articulaire qu'elle suit, et qui se comporte comme un véritable cartilage de conjugaison. Le cartilage compris entre cette bande de prolifération et la surface articulaire renferme de gros vaisseaux comme les cartilages épiphysaires. Il est facile de distinguer l'os enchondral de la tête distale ainsi formée, de l'os périostique de la diaphyse qui s'appuie sur lui, et de se rendre compte ainsi de l'importance du cartilage dans la formation du distum osseux.

Chez les Sauropsidés actuels on peut considérer deux groupes différents relativement à la présence d'épiphyses. Dans le premier qui comprend les Oiseaux, les Crocodiles et les Chéloniens, il n'y a jamais de vraies épiphyses. Dans le second (Sauriens) on en trouve au contraire le plus souvent.

Chez les Oiseaux qui peuvent être pris comme type du premier groupe, l'ossification des os longs diffère beaucoup de celle des Mammifères. Avant l'éclosion il ne se fait point d'os enchondral. La diaphyse est revêtue dans toute sa longueur d'un étui paucilamellaire d'os périostique. Les vaisseaux ont bien pénétré dans le cartilage diaphysaire comme chez les Mammifères, mais ils ne le font pas disparaître régulièrement en donnant lieu à la formation d'une cavité médullaire centrale, continuée à ses deux extrémités par de l'os enchondral. Ils creusent simplement dans ce cartilage de larges canaux tortueux, renfermant un peu de moelle et sur lesquels ne se dépose point de tissu osseux. Au voisinage de l'écloison ou peu après, ces sortes de tunnels intra-cartilagineux s'agrandissent, les restes du cartilage subsistant entre eux sont résorbés, et toute la diaphyse est remplie de moelle riche en vaisseaux. La résorption du cartilage s'arrête au voisinage des extrémités où le cartilage reste plein. Mais bientôt la partie profonde, juxta-médullaire, de ce cartilage se calcifie, puis elle est attaquée par une série de vaisseaux verticaux venus de la moelle, d'abord assez écartés les uns des autres et qui la découpent en larges travées directrices formée de plusieurs rangées consécutives de cellules. Du côté de la tête articulaire ces travées se continuent avec du cartilage sérié non calcifié issu d'une couche de cellules cartilagineuses en voie de prolifération, et qui se comporte comme un cartilage d'accroissement ou cartilage de conjugaison. Cette couche proliférante n'est point plissée comme le cartilage de conjugaison des Mammifères. Elle est à peu près plane ou légèrement courbe suivant la forme de la tête et constitue une sorte de voûte à rayon plus ou moins grand, au-dessus de laquelle se trouve un cartilage à l'état quiescent que l'on peut considérer comme un cartilage épiphysaire. En effet il renferme

comme ce dernier de gros vaisseaux venus de deux sources : 1° de la périphérie de la tête cartilagineuse et en particulier de l'encoche d'ossification ; 2° de la diaphyse, où quelques-uns des vaisseaux verticaux dépassent les autres, perforent le cartilage de conjugaison et vont s'anastomoser avec ceux de la première catégorie disposés perpendiculairement à eux.

Vers la fin de l'accroissement les vaisseaux ossificateurs verticaux se multiplient beaucoup, réduisant l'épaisseur des travées directrices, et ils envahissent le cartilage épiphysaire respecté jusque-là. L'ossification enchondrale formée autour d'eux est très discrète et n'est en rien comparable en quantité à celle que l'on observe chez les Mammifères, Bientôt elle est remplacée par des lamelles d'os médullaire qui se développent dans l'épaisseur de la tête et sous le cartilage de la périphérie de celle-ci, réduit à une mince couche articulaire.

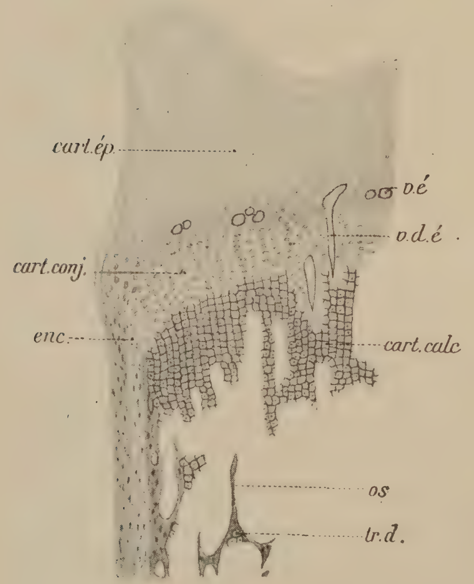


Fig. 218. — *Coupe sagittale du proximum tibial d'un Poulet de 15 jours après l'éclosion.*

cart. calc., cartilage calcifié ; — *cart. conj.*, cartilage de conjugaison ; — *cart. ép.*, cartilage épiphysaire ; — *enc.*, encoche d'ossification ; — *os.*, os ; — *tr. d.*, travée directrice ; — *v. d. é.*, vaisseau diaphyso-épiphysaire ; — *v. é.*, vaisseau épiphysaire.

Chez *Crocodilus vulgaris* jeune (0 m. 60), on trouve dans le distum du fémur exactement les mêmes dispositions que chez le Poulet en croissance, sauf que le cartilage épiphysaire ne renferme pas de vaisseaux.

Les observations faites chez *Testudo græca* de taille moyenne montrent que le processus a dû être le même que dans les exemples ci-dessus. Dans ces divers cas, il n'y a point d'épiphyse, la tête de l'os est formée par du cartilage articulaire au-dessous duquel se trouve surtout du tissu osseux d'origine médullaire qui a remplacé presque entièrement l'os enchondral toujours peu développé. C'est probablement la faiblesse du développement de l'os enchondral qui a permis la simplification de la disposition du cartilage de conjugaison. Comme il n'y a jamais un bulbe osseux enchondral aussi puissant que chez les Mammifères, la prolifération d'une couche profonde du cartilage de la tête, disposée suivant

une courbe simple et non en lame à plicatures multiples, permet d'atteindre le résultat voulu. Il faut d'ailleurs remarquer que chez les animaux à croissance continue (Chéloniens, Crocodiliens), il persiste toujours sur les différentes saillies de la tête, en dehors de sa partie articulaire, une couche assez épaisse de cartilage capable de proliférer et de donner les changements de forme ou de volume nécessaires à l'achèvement de l'os. Chez les Oiseaux cette couche de cartilage s'observe tant que l'accroissement n'est pas achevé, puis elle disparaît avec sa terminaison.

Roy Moodie a décrit chez les Plésiosaures une masse importante d'os enchondral qui s'étend jusqu'au centre de la diaphyse et qui déborde les extrémités de celle-ci en formant les têtes osseuses. Il est probable qu'elle s'est développée par un processus analogue à celui qui vient d'être décrit, c'est-à-dire par prolifération d'une bande profonde du cartilage des extrémités osseuses. Toutefois, s'il s'agit bien d'os enchondral comme le dit l'auteur, il est évident que ce dernier était beaucoup plus abondant et plus serré qu'il ne l'est dans les Sauropsidés actuels, chez qui cet os manque au centre de la diaphyse et est presque entièrement remplacé par de l'os médullaire dans les extrémités. Mais ce ne serait là qu'une différence de quantité.

Chez les Sauriens au contraire, le mode de développement est un peu différent. L'ossification de ces animaux présente de nombreux traits communs avec celle des Oiseaux : même mode de destruction du cartilage diaphysaire, faible importance de l'ossification enchondrale, qui ne commence aussi qu'après l'éclosion, enfin son remplacement rapide par de l'os médullaire disposé en larges aréoles. Mais la présence d'épiphyses entraine une différence importante, les distinguant des Oiseaux.

Chez le Lézard gris, les os longs présentent d'abord une tête exclusivement cartilagineuse qui est un véritable cartilage épiphysaire, car, avant même de posséder un noyau osseux, elle est séparée de la diaphyse par un cartilage de conjugaison. Celui-ci est situé non dans l'épaisseur de la tête, mais à son union avec la diaphyse. Il est plan ou légèrement convexe du côté terminal. Ses cellules, jeunes, forment des files courtes, divergeant à partir du centre et de la face épiphysaire vers la périphérie et la face diaphysaire. Dès qu'elles atteignent la zone où elles s'hypertrophient, ces files se redressent et deviennent verticales, puis elles sont attaquées par les vaisseaux qui se comportent vis-à-vis d'elles à peu près comme chez les Mammifères.

Le cartilage épiphysaire est constitué à son centre par de grosses cellules hypertrophiées, à sa périphérie par une couche de cellules jeunes,

qui se conserve toujours et qui préside à l'accroissement indéfini de la tête, comme on l'a vu pour les Crocodiles et pour les Tortues. Cette facilité d'un accroissement propre des différentes parties de la tête par prolifération du cartilage qui en garnit la surface, explique la situation du cartilage de conjugaison aux extrémités même des diaphyses et la simplicité consécutive de sa forme. Pendant longtemps le cartilage épiphysaire ne renferme pas de vaisseaux ni par conséquent d'os. Chez

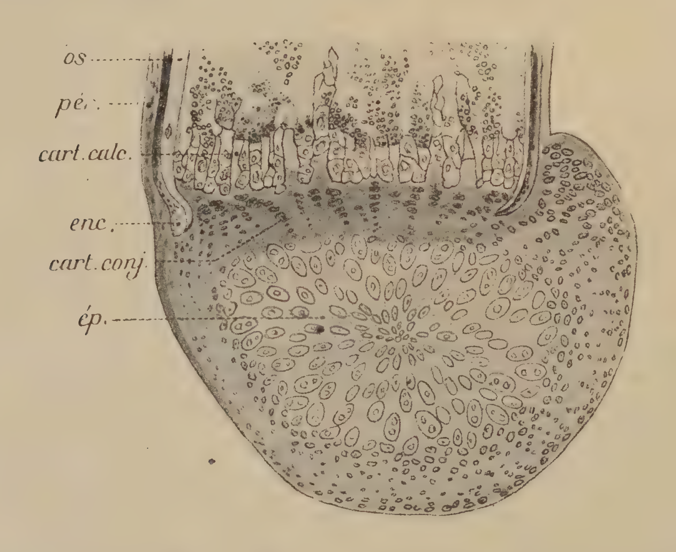


Fig. 219. — *Coupe sagittale du distum fémoral d'un Lézard mesurant* 0m 044 *millim. du bout du museau au cloaque.*

cart. calc,. cartilage calcifié ; — *cart. conj.*, cartilage de conjugaison ; — *enc.*, encoche d'ossification ; — *ép.*, épiphyse ; — *os.*, os périostique ; — *pér.*, périoste.

un individu mesurant 44 mm du bout du museau au cloaque, aucune épiphyse, du genou inclus à l'extrémité du membre, ne possédait de vaisseaux, et chez des exemplaires plus âgés (52 mm. et 57 mm.), les épiphyses de certains métatarsiens n'en renfermaient pas non plus. Chez le Lézard de 44 mm, l'épiphyse du proximum fémoral était creusée d'une vaste cavité renfermant des vaisseaux, mais il n'y avait de lamelles osseuses que sur une très faible étendue du pourtour de cette cavité. Les nombreux cas d'absence d'épiphyses signalés chez les Sauriens se rapportent sans doute à des épiphyses purement cartilagineuses. La forme plane du cartilage de conjugaison s'accorde bien avec les figures de Roy Moodie où la plupart des épiphyses se terminent, du côté diaphysaire, par une ligne transversale régulière.

La tendance à former des noyaux d'ossification séparés (épiphyses), est très marquée chez les Sauriens. Ainsi on observe une épiphyse au proximum cubital contrairement à ce qui se passe chez les Mammifères ; leurs os métapodiaux ont des épiphyses à leurs deux extrémités (Parsons), enfin des noyaux osseux indépendants peuvent se former même dans les parties épaisses des ménisques articulaires du genou où ils donnent naissance aux petits osselets décrits à la page 97. Dans nombre de cas les épiphyses restent simplement calcifiées, ce qui s'explique aisément après ce qui vient d'être dit de leur développement assez tardif, et si l'on se rappelle que l'accroissement des Sauriens est lent et pour ainsi dire indéfini, de sorte que l'on peut toujours trouver chez eux des points en voie de développement et notamment des épiphyses au stade de calcification qui précède toujours celui de l'ossification véritable. Il faut signaler aussi à propos d'épiphyses calcifiées, que chez les Batraciens âgés la tête cartilagineuse des os longs est d'habitude calcifiée à sa surface immédiatement au-dessous du cartilage articulaire (Parsons). Mais cette calcification n'aboutit jamais à l'ossification.

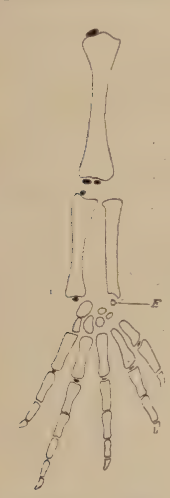


Fig. 220. — *Membre antérieur d'un jeune Iguane, montrant les épiphyses, en noir*, d'après Roy Moodie.

E, épiphyse ou carpien ?

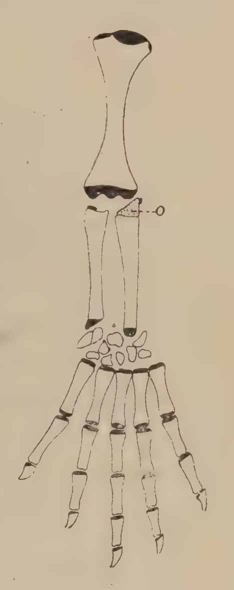


Fig. 221. — *Membre antérieur* d'Heloderma suspectum *montrant les épiphyses en noir*, d'après Roy Moodie.

O., olécrane. Il y a deux épiphyses au central du carpe, et deux également aux métacarpiens.

3° *Signification des épiphyses.* — Parsons a essayé d'expliquer la formation des épiphyses, dont il admet au moins trois sortes : 1° celles qui sont sous-jacentes à l'extrémité articulaire des os longs, *épiphyses de pression*, 2° celles à qui s'attachent des muscles (*épiphyses de traction*) ; 3° celles qui représentent des parties du squelette autrefois importantes, mais qui, ayant perdu leur fonction, se sont fusionnées avec les os voisins et n'apparaissent distinctes qu'au début de la vie (*épiphyses ataviques*).

L'origine des premières n'a pas besoin de plus longues explications. Celle des secondes est à rechercher, d'après Parsons, dans des sésamoïdes développés par frottement ou pression dans un tendon au voisinage de son insertion, et qui se sont secondairement soudés à l os. Ainsi l'épiphyse

qui surmonte l'olécrane chez certains Reptiles serait formée par un sésamoïde développé dans le tendon du triceps glissant à angle droit contre la tête humérale, et qui se serait ensuite soudé à l'os. L'épiphyse postérieure du calcanéum des Mammifères et celle du petit trochanter du fémur rentrent dans le même cas. Cela ne veut pas dire que tous les sésamoïdes doivent fatalement se joindre à l'os voisin pour devenir une épiphyse de ce dernier, comme le montrent nombre d'exemples, mais lorsque la quantité de mouvement et la distance entre le point de pression du tendon et son point d'attache le permettaient nombre de sésamoïdes sont devenus des épiphyses.

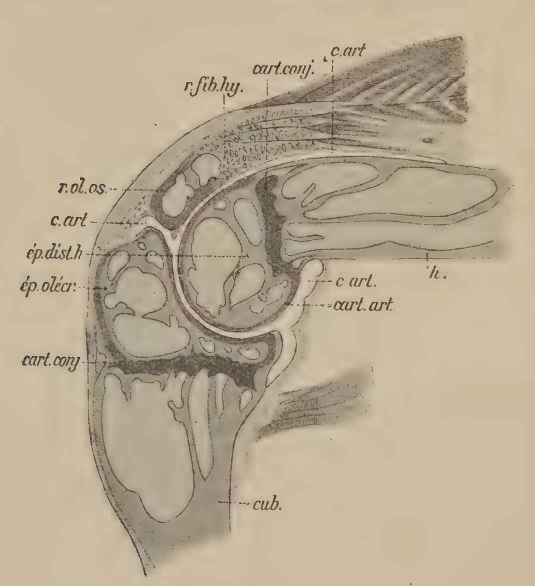


Fig. 222. — *Coupe sagittale du coude d'un Lézard adulte long de 0m 057 du bout du museau au cloaque.*

c. art., cavité articulaire ; — *cart. art.*, cartilage articulaire ; — *cart. conj.*, cartilage de conjugaison ; — *cub.*, cubitus ; — *ép. dist. h.*, épiphyse distale de l'humérus ; — *ép. olécr.*, épiphyse olécranienne ; — *h.*, humérus ; — *r. fib. hy.*, rotule olécranienne fibro-hyaline ; — *r. ol. os.*, rotule olécranienne osseuse.

Comme épiphyses ataviques l'auteur cite celles des symphyses pubienne et ischiatique de divers Mammifères, qu'il rapporte au ligament moyen des symphyses des Reptiles et aux os (épipubis, hysoischion) qui les prolongent.

Les explications de Parsons sont très ingénieuses, mais elles sont susceptibles aussi de quelques critiques. Pourquoi les épiphyses de pression manquent-elles chez les Mammifères en certains points doués d'un rôle mécanique très important, comme dans le proximum cubital ? D'autre part comment dans le distum de l'humérus, les deux noyaux épiphysaires de pression peuvent-ils se combiner avec le noyau épicondylien de traction, et souvent aussi avec le noyau épitrochléen de même valeur pour former un seul cartilage de conjugaison continu si comparable à celui des extrémités à noyau épiphysaire unique ? Toutes ces difficultés s'expliquent mieux semble-t-il, en pensant au rôle du cartilage de conjugaison dans l'accroissement des os, qu'en envisageant les noyaux épiphysaires eux-mêmes. Enfin pour ce qui regarde les épiphyses ataviques, on a vu plus haut que la symphyse pubienne des Sauriens

n'avait rien de commun avec celle des Mammifères. Une épiphyse osseuse de cette dernière ne peut donc être comparée à rien de ce que l'on observe chez les Reptiles.

La signification des épiphyses et leur raison d'être, doivent être cherchées dans les conditions de l'accroissement des pièces squelettiques. L'ossification enchondrale ne peut se faire que dans un point où le cartilage ne s'accroît plus et a subi la calcification. De nouvelles couches périphériques peuvent se produire autour d'un point d'ossification préexistant et augmenter progressivement son volume dans tous les sens ou seulement dans certaines directions données, mais cela s'effectue par apposition de nouvelles portions de cartilage calcifié qui subissent à leur tour la transformation osseuse. L'os ne s'accroît pas interstitiellement.

Au contraire le cartilage, tant qu'il n'est pas calcifié, est susceptible d'un accroissement interstitiel intense qui se produit soit dans tous les sens comme on le voit sur les pièces cartilagineuses des embryons qui s'accroissent très vite tout en conservant parfaitement leur forme, soit dans une direction prépondérante comme sur la face diaphysaire des cartilages de conjugaison. Mais même dans ce cas il ne faut pas oublier que l'accroissement se fait également dans le sens transversal.

L'accroissement des têtes articulaires des pièces squelettiques est extraordinairement compliqué pour pouvoir donner le modelé de leur surface, et il doit pouvoir se continuer pendant longtemps pour réaliser les modifications corrélatives à la croissance générale de l'individu. Par conséquent il doit exister dans le cartilage des têtes osseuses un certain nombre de points dont l'accroissement interstitiel est nul et qui peuvent par suite devenir le siège d'un noyau osseux, tandis qu'en dehors d'eux le cartilage s'accroît interstitiellement dans les directions nécessaires. Ces points répondent aux épiphyses et l'on comprend comment dans les os de forme compliquée tels que les vertèbres, l'os iliaque, etc., il puisse y en avoir un nombre assez grand, chacun d'eux répondant au centre d'un territoire cartilagineux dont la périphérie subit des changements multiples pour garder sa continuité avec le reste et pour réaliser en même temps l'accroissement propre qui lui incombe dans l'édification de l'ensemble.

Un fait vient à l'appui de cette conception du rôle subordonné des épiphyses, c'est ce qui se passe dans les os composés des Oiseaux (tibiotarse, carpo-métacarpe). Ces os résultent de la fusion de pièces squelettiques distinctes, ayant la valeur d'os propres, et qui se soudent entre elles de très bonne heure. Elles sont à ce moment uniquement composées de cartilage et ne renferment pas le plus petit noyau d'ossification.

Leur périphérie même est constituée par du précartilage qui se confond, sans limites visibles, avec celui de l'autre pièce dès qu'elles sont arrivées au contact. Il existe des vaisseaux assez volumineux au niveau de leur soudure, mais ils n'indiquent point une séparation réelle des parties et ne leur forment point de véritables limites. En effet ces vaisseaux ne tardent pas à être englobés dans le cartilage hyalin qui succède au précartilage et ils se comportent alors comme ceux du cartilage épiphysaire des Oiseaux représenté dans la figure 218 et que l'on ne saurait, à aucun point de vue, considérer comme une pièce distincte et indépendante. La pièce squelettique formée par la soudure des divers os indépendants est devenue une unité nouvelle dont l'accroissement est ordonné par rapport à l'ensemble et ne dépend pas du tout de l'accroissement propre de chacun des composants qui serait demeuré le même que s'ils étaient restés libres. Ainsi le distum tibial des Oiseaux ne se développe pas comme il le fait là où il ne se soude pas avec la première rangée du tarse, puisque dans ce dernier cas il fournit la tête articulaire distale que le tarse donne chez les Oiseaux. De même la fusion du carpo-métacarpe fait apparaître des parties qui ne s'observent jamais là où une semblable fusion n'a pas lieu.

Dans ces pièces composées les bandes cartilagineuses de prolifération occupent nécessairement une place un peu différente de celle qu'elles occupaient dans les os libres. Ainsi le cartilage d'accroissement du distum tibial des Oiseaux n'est plus placé sous l'épiphyse cartilagineuse de cet os qui s'est confondue avec les pièces tarsiennes, et il se trouve lors de l'ossification, rappeler exactement un cartilage de conjugaison de Mammifère, parce qu'il est compris entre le noyau osseux de l'astragale par exemple et l'os diaphysaire tibial. Histologiquement on ne peut donc distinguer un simple noyau épiphysaire développé dans la continuité d'une pièce squelettique, du noyau osseux d'un os indépendant qui s'est ajouté à cette pièce. Seule l'observation poursuivie pendant une certaine durée du développement, et avant l'apparition des stades avancés, permet de trancher la question de la nature simple ou complexe d'une pièce squelettique donnée.

L'exemple des os composés montre aussi que les différentes parties de ces derniers ne sont pas exactement homologues à leurs composants demeurés libres, puisqu'elles développent des parties un peu différentes. Par conséquent la forme d'une pièce squelettique dépend en définitive des conditions dans lesquelles elle se trouve et non de son ancestralité. Ni le carpo-métacarpe, ni le tibio-tarse des Oiseaux ne peuvent être considérés comme formés simplement de la soudure d'os libres ailleurs. Ce sont des pièces qui s'en sont annexé d'autres, mais qui en même temps

présentent un accroissement propre, diffèrent de celui de chacun de leurs composants, et réglé par leurs conditions topographiques et fonctionnelles nouvelles.

Ainsi avec un seul jeu de pièces la nature peut arranger diverses combinaisons, mais celles-ci sont indépendantes les unes des autres et réalisent dès leur formation une unité propre qui a sa raison d'être en soi et non dans le passé des pièces qui entrent dans sa composition. Ce point, sur lequel nous reviendrons, vient à l'appui des observations rapportées plus haut sur l'inégalité de développement, d'importance topographique et de connexions, pour montrer que l'homologie des pièces osseuses est beaucoup moins parfaite qu'on ne le dit souvent. Sans doute les maîtres de l'anatomie comparée ont répété à maintes reprises qu'il n'y avait d'homologies complètes que dans des groupes assez restreints, mais les manuels continuent à relater des rapprochements inexacts avec une rigueur pédantesque contre laquelle il faut être en garde. Dans nombre de cas les homologies se réduisent à une simple correspondance dans l'ordre ou dans le rang qu'occupent les pièces comparées. En dehors de ce caractère topographique il n'y a plus rien de commun. Tous les autres caractères, grandeur, développement dans un sens particulier, connexions nouvelles, etc., etc., sont différents et ils sont toujours subordonnés dans chaque cas à la forme, à la spécificité de l'être qu'ils contribuent à assurer pour leur part.

4° L'histogenèse et les torsions des membres.

Ce n'est point encore le moment de discuter la théorie des torsions des membres ; cette discussion doit être réservée pour le moment où seront examinées les théories générales sur la nature et sur la comparaison des membres, mais il faut examiner ici ce que l'embryologie nous apprend sur ces torsions et sur leur nature réelle.

Le mot torsion est absolument impropre à représenter exactement ce qui s'est passé dans le développement des membres et de leurs différents segments. En effet un objet ne peut être tordu que si, construit avec une forme donnée, il est ensuite dévié de cette forme. En d'autres termes, toutes les fois qu'on parle d'une torsion on sous-entend que c'est une modification apportée à un objet ayant eu auparavant une forme autre que celle qu'il a après la torsion. Ainsi on peut tordre sur leur axe longitudinal un faisceau de baguettes parallèles, ou une lame de fer rectangulaire. Les baguettes ou les bords de la plaque, primitivement verticaux et parallèles entre eux, prendront une direction spiralée, on aura passé d'une forme à une autre.

Rien dans l'ontogénie du système squelettique ne rappelle un semblable phénomène. Au début lorsque le squelette est à l'état de précartilage les changements de forme qu'il subit résultent d'un accroissement interstitiel de la masse syncytiale homogène, sorte de poussée intérieure s'exerçant dans une substance molle, et qui par les variations locales de son intensité, modifie le volume et les contours du précartilage tout autrement que ne le ferait l'action exercée du dehors sur un corps rigide bien que ductile, comme dans le cas d'une torsion.

Il en est de même lors de la chondrinisation. Le cartilage se formant à partir du centre de la pièce squelettique, et gagnant peu à peu ses extrémités, ne fait que fixer par la dureté relative de sa substance fondamentale les résultats obtenus par le précartilage, et si plus tard la pièce cartilagineuse peut elle-même changer de forme, comme le cartilage est capable d'un accroissement interstitiel très considérable, ces changements se font par le même mécanisme que les précédents et n'ont rien de commun avec les torsions.

Le mot torsion représente bien la relation idéale qui peut exister entre deux os correspondants dans deux espèces différentes ; le radius d'un Chiroptère est réellement tordu sur son axe longitudinal par rapport à celui de l'Homme, mais ce mot ne répond à aucun processus ontogénique réel parce qu'il exprime une action secondaire exercée sur un corps, rigide, de forme préalablement fixée, et qu'il n'y a rien de semblable dans l'ontogenèse.

L'édification de l'embryon, comme celle de ses organes, ne s'effectue ni par déformations de parties douées d'une forme déterminée, ni par l'apposition aux parties déjà formées de parties nouvelles de forme fixe et plus ou moins rigide, mais par la différenciation d'une masse homogène, en cellules ou en ébauches pluricellulaires qui se développent à leur tour par différenciation et par accroissement interne de chacune de leurs parties ou de leur ensemble. L'intussucception est donc, avec la différenciation, le moyen le plus puissant de la formation des êtres organisés et la créatrice de leur forme. Toutefois les tissus participent à cette morphogénèse d'une manière un peu différente pour les divers embranchements. Chez les Vertébrés, l'instrument principal de la forme est incontestablement le squelette, pris dans le sens le plus large, c'est-à-dire le tissu de soutien. C'est lui qui diffère le plus chez les embryons des différentes classes par ses proportions, sa répartition, la direction de ses travées essentielles comme celle de ses appendices, tandis que les autres parties au contraire (protovertèbres, névraxe, ébauches viscérales), sont beaucoup plus semblables chez tous. Et comme la substance de soutien qui s'accroît, bien que composée de noyaux et de protoplasme,

peut être considérée comme homogène à cause de la répartition égale de ses composants, comme d'autre part sa forme n'est fixée par chondrinisation que lorsque l'accroissement général a donné à l'embryon une forme de plus en plus approchée de la définitive, on peut dire qu'ontogéniquement la forme s'édifie peu à peu par un processus continu et non par des mutations de formes successives, fixées chacune à un état déterminé d'où elle ne pourrait sortir que sous l'action de forces extérieures comparables à des torsions. C'est pourquoi toutes les pièces squelettiques, qu'elles soient cartilagineuses ou osseuses, ont une structure régulière par rapport à leur axe longitudinal ou sont comme on dit de droit fil, bien que, par comparaison avec d'autres, elles soient incontestablement tordues.

Ces remarques faites, il faut examiner en outre comment les torsions supposées se répartissent le long du membre. Dans son schéma célèbre de la théorie de la torsion Ch. Martins sciant un humérus d'Homme et le tournant sur son axe longitudinal de 180° en même temps que l'avant-bras (supiné) et la main qui lui restaient attachés, réalisait une identité parfaite de position entre les parties correspondantes des deux membres, et surtout dans la direction des angles cubital et poplité, tous deux ouverts alors en arrière. Seule la direction de la main était un peu changée, son extrémité distale regardant en arrière, tandis que celle du pied était tournée en avant. Ce procédé accordait beaucoup trop aux torsions opérées dans la longueur d'un même segment, et il est bien évident que l'humérus n'a pas subi dans son corps une modification pareille. On lui rapportait la somme des modifications intervenues non seulement dans sa continuité, mais encore dans les cavités articulaires séparant les divers segments. De là la distinction entre torsions intra-osseuses et torsions intra-articulaires ; mais cela même ne suffit pas, et il faut ajouter les torsions subies par les ceintures elles-mêmes. Déjà Ch. Martins avait reconnu l'existence de ces dernières, comme la différence d'orientation des membres, mais préoccupé d'évaluer ses torsions pour la comparaison des deux membres antérieur et postérieur, il donna peu de développement à cette partie de son travail qui fut complètement négligée par ses successeurs. La longue étude que nous en avons faite, montre toute l'importance de ces orientations qui sont dues elles-même à la manière dont s'effectue l'accroissement de *toutes* les parties en présence, menbres, ceintures, et même squelette du tronc, comme le font ressortir les rapports de l'omoplate avec le thorax ou ceux de la partie postérieure du tronc avec les membres postérieurs chez les Oiseaux. Ces phénomènes sont infiniment trop complexes pour pouvoir être désignés sous le mot de torsion. Ils relèvent de tous les moments

d'accroissement des différentes parties du corps et sont coordonnés avec eux d'une manière étroite, pour donner tous ensemble, comme résultat, la forme générale de l'animal, son port et son allure. La précocité avec laquelle cette forme se dessine chez l'embryon montre qu'elle est évidemment une des caractéristiques majeures de l'espèce et qu'elle mérite d'être considérée avec la plus grande attention.

BIBLIOGRAPHIE

RAMBAUD (A.) et RENAULT (A.). — *Origine et développement des os*, Paris, 1864.

STRASSER (H.). — *Die Entwickel. der Extremitäten bei Salamandern und Tritonen.* Morphol. Jahrb. Bd. V, 1879.

RETTERER (ED.). — *Développement du squelette des extrémités et des productions cornées chez les Mammifères.* Thèse de Sciences, Paris, 1885.

— *Sur le développement morphologique et histologique des bourses muqueuses et des cavités péritendineuses.* Journ. de l'Anat. et de la Physiol. t. 22, 1896.

— *Ébauche squelettogène des membres et développement des articulations.* Journ. de l'Anatomie et de la Physiol., t. 38, 1902.

VOELTZKOW (M.).— *Beitr. zur Entwickel. d. Reptilien* Abh. Senckenb. naturf. Gesells. Bd. XXVI, Frankfurt. A. M. 1899.

LEWIS (W.-E.).— *The Development of the Arm in Man.* Amer. Journ. of Anat., vol. 1, 1901.

THOMSON (A.).— *The relation of structure and function... of the lower epiphysial suture of the femur.* Journ. of Anatomy, vol. 36, 1902.

PARSONS (F.-G.).— *On the meaning of some of the epiphyses of the pelvis.* Journ. of. Anat., vol. 37, 1903.

— *Observations on traction epiphyses.* Journ. of. Anat., t. 38, 1904.

— *On pressure epiphyses.* Journ. of Anat., vol. 39, 1905.

KEIBEL (FR.).— *Die Entwick. d. ausseren Körperform.* Handb. d. vergl. und exper. Entwick. von Osc. Hertwig. Bd. I. Th. 2, 1906.

GRAEFENBERG (E.). — *Die Entwicklung der Knochen, Muskeln und Nerven der Hand und der für die Bewegungen der Hand bestimmten Muskeln der Unterarms.* Anat. Hefte. Bd. 30, 1906.

ROY (L.) MOODIE. — *Reptilian epiphyses.* Americ. Journ. of Anat. Vol. 7, 1907-1908.

PARSONS (F.-G.). — *Further Remarks on traction Epiphyses.* Journ. of Anat. and Physiol.. vol. 42, 1908.

LEWIS (W.-H.).— *Die Entwick. d. Muskelsystem* in F. Keibel et F.-P. Mall Handb. d. Entwick des Menschen, t. I, 1910.

STREETER (G.-L.).— *Die Entwick des Nervensystems.* in F. Keibel et F.-P. Mall Handb. d. Entwick des Menschen, t. II, 1911.

POPOWA (N.). — *Zur Morphologie des Extremitäten-skeletts der Artiodactyla, Sus und Bos.* Anat. Anz. Bd. 43, 1913.

VIALLETON (L.). — *Épiphyses et cartilage de conjugaison chez les Mammifères.* Compt. rend. Acad. des Sc. 28 juillet 1919.

— *Épiphyses et cartilage de conjugaison des Sauropsidés.* Comt. rend. Acad. des Sc., 11 août 1919.

VIALLETON (L.) et GRANEL (F.).— *Première différenciation des os longs.* Compt. rend. Soc. de Biol., t. 83, 1920.

— *Rôle des diverses parties dans l'ébauche des os longs.* Comptes rend. Soc. de Biol., t. 83 1920.

Voyez en outre les travaux sur le développement de l'aile des Oiseaux, indiqués à la bibliographie p. 229.

DEUXIÈME PARTIE

VALEUR MORPHOLOGIQUE ET HOMOLOGIES DES CEINTURES ET DES MEMBRES

CHAPITRE PREMIER

THÉORIES ET CONTROVERSES SUR LA NATURE DES CEINTURES ET DES MEMBRES

Membres et ceintures ont fourni depuis longtemps un objet d'études favori aux anatomistes épris de comparaisons et soucieux de rechercher les lois générales de la morphologie. La première idée qui se présenta fut naturellement de comparer entre eux les membres antérieur et postérieur d'un même individu, et cette comparaison a occupé jusqu'à nos jours un grand nombre d'auteurs. Mais dès la création de l'anatomie philosophique et de l'anatomie comparée le problème s'élargit et la question se posa de savoir quelle était la signification morphologique des membres, c'est-à-dire de déterminer à quel élément général de l'organisme (métamères ou appendices métamériques, etc.), il fallait les rattacher. Bien des solutions diverses ont été proposées, variant naturellement avec les connaissances ou avec les préoccupations du moment. Ce sont elles que nous examinerons tout d'abord.

I. — Signification morphologique des membres

Une des premières acquisitions de l'anatomie philosophique fut de ramener les innombrables parties du squelette à un petit nombre de formations semblables se répétant régulièrement, telles que les corps vertébraux et leurs appendices. Ce fut l'œuvre d'Oken, qui, dès 1807, imaginait la théorie vertébrale du crâne, et exprimait, avec sa brièveté aphoristique ordinaire, l'idée que « les organes libres de la locomotion ne pouvaient être autre chose que des côtes devenues libres ».

Peu d'années plus tard DE BLAINVILLE, peu enclin aux spéculations de l'anatomie philosophique cependant, donnait un aperçu de sa conception générale du squelette. « J'essayerai de montrer, disait-il, (Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal, Soc. philomat., 1816) que la tête dans les animaux vertébrés se compose : 1° d'une suite d'articulations ou de vertèbres soudées, chacune développée proportionnellement au système nerveux particulier qu'elle renferme, comme dans le reste de la colonne vertébrale ; 2° d'autant d'appendices pairs qu'il y a de ces fausses vertèbres, et pouvant avoir des usages différents. »... Pour lui ces appendices « peuvent être divisés en simples ou en composés, ou peut-être d'après leurs usages. Les appendices simples sont les côtes, les appendices composés sont les membres, les mâchoires, les appareils des organes des sens, le styloïde, les branches de l'hyoïde qui sont ordinairement formées d'un plus ou moins grand nombre de pièces placées bout à bout. Quelquefois ces appendices sont libres à leur extrémité, d'autres fois ils se réunissent dans la ligne médiane inférieure, entre eux ou au moyen d'une pièce médiane qu'on peut comparer jusqu'à un certain point aux corps des vertèbres, d'où résulte ce qu'on nomme sternum dans les Mammifères, appareil branchial des Poissons, hyoïde, sternum des Oiseaux. » Cette longue citation fait bien ressortir la confusion qui se faisait alors entre tant d'appendices que l'on a montré depuis être de nature tout à fait différente, comme les côtes et les arcs branchiaux par exemple, mais elle précise en même temps la marche des idées et permet de mieux comprendre la valeur des théories morphologiques.

Trente ans plus tard parut la théorie de l'Archétype squelettique des Vertébrés, formulée par OWEN, et qui est le modèle le plus achevé de ce que peut donner la spéculation anatomique, basée uniquement sur la comparaison du squelette adulte ou tout au moins suffisamment avancé dans son développement, mais excluant toute observation embryologique. Quelque détaillée et étendue à un grand nombre de cas que fût son étude, elle ne permit pas à OWEN de discerner parmi toutes ces pièces du squelette les sources morphologiques diverses auxquelles elles se rapportent, et sa théorie n'eût pas le succès qu'il attendait. Elle est néanmoins très intéressante et doit être rappelée au moins dans ses données générales, et particulièrement dans celles qui se rapportent à notre sujet.

OWEN distingue nettement les parties homologues de celles qui sont simplement analogues. Les géomètres, dit-il, appellent homologues « les côtés des figures semblables qui sont opposés à des angles égaux correspondants, ou à des parties ayant les mêmes proportions. » De même il

appelle homologues les parties qui, dans des animaux différents, se correspondent par leur place et par leurs connexions, quelle que soit d'ailleurs leur origine. Ainsi il considère comme homologues l'écaille de l'occipital humain d'origine membraneuse et le suroccipital de la Morue, d'origine cartilagineuse. De même sont homologues le fémur d'un Bœuf et celui d'un Crocodile, bien que le premier naisse de plusieurs points d'ossification distincts, le second d'un seul. D'où ces définitions : *homologue* veut dire le même organe dans différents animaux sous toutes les variations possibles de forme et de fonction ; *analogue* se dit de la partie ou de l'organe qui dans un animal possède la même fonction qu'une autre partie ou un autre organe dans un animal différent. Ainsi les membres antérieurs de *Draco volans* sont homologues à l'aile des Oiseaux ; le parachute qui leur fait suite étant formé des côtes, bien que fonctionnant comme des ailes, est simplement analogue à celles-ci.

La correspondance de deux organes, déterminée par leurs connexions avec un ou deux autres organes, est l'*homologie spéciale* (ex. apophyse basilaire de l'occipital de l'Homme = basi-occipital).

Une relation plus élevée est celle par laquelle une partie ou une succession de parties se rapportent au type fondamental. Ainsi l'apophyse basilaire de l'occipital répond à un centre vertébral ; c'est alors une *homologie générale*. Lorsque le type de l'endosquelette est représenté par des segments semblables se répétant on a affaire à une *homologie sériale* et comme il importe de distinguer ces segments, au moins à cause de leur rang, on les dira *homotypes*.

Ces prémices posées, OWEN remarque que la facilité avec laquelle on a jusqu'alors (sauf bien entendu les divergences d'idées), déterminé l'homologie spéciale des os du crâne des Vertébrés, porte à croire que cette homologie est sous la dépendance d'une généralisation d'ordre plus élevée, comme la loi d'uniformité de type d'ET. GEOFFROY-SAINT-HILAIRE. Mais à l'époque ou écrivait OWEN la majorité des auteurs vivants avaient «*tacitement abandonné ou repoussé formellement comme Cuvier l'idée que l'homologie spéciale était subordonnée à une loi supérieure d'uniformité de type.*» (OWEN, 1846, p. 154) (1). C'était là une difficulté réelle, cependant OWEN ne crut pas que l'on puisse expliquer, comme

(1) Il est intéressant de citer textuellement OWEN, parce que les transformistes ont si souvent depuis représenté ET. GEOFFROY-SAINT-HILAIRE comme le véritable vainqueur dans la discussion de 1830, que l'on pouvait se demander qu'elle fut l'opinion réelle des témoins de cette lutte. La phrase ci-dessus ne laisse pas de doutes.

D'autre part VON BAER (1869) dans sa biographie de CUVIER, publiée par STIEDA et traduite par VAILLANT, s'étend longuement (p. 327-340) sur cette discussion, et les détails qu'il rapporte corroborent tout-à-fait l'opinion émise par OWEN. Il est donc certain que pour les contemporains compétents, ce furent les idées de CUVIER qui l'emportèrent.

le faisait Cuvier, l'homologie spéciale par le rôle et le but des parties (1) ; il pensa que cette homologie dépendait d'une loi de conformité organique non étendue à tout le règue animal comme le croyait Geoffroy, mais limitée à un groupe, celui des Vertébrés, et que le rôle de la science est de chercher le modèle initial, l'Archétype de l'organisation de ce groupe. Dans cet ordre d'idées, le premier qui entrevit la vérité fût pour lui Oken, qui, après sa fameuse promenade du Harz conçut sa théorie vertébrale du crâne. Malheureusement il gâta ce qu'il y avait de bon dans sa conception, en comparant le crâne à la colonne vertébrale, la bouche à l'intestin et à l'abdomen, le nez au poumon et au thorax, les mâchoires aux membres.

Ces exagérations soigneusement évitées, Owen formula sa théorie bien connue de la vertèbre-type, dans laquelle les ceintures et les membres, se rattachent à l'arc inférieur de la vertèbre (arc hémal) de la manière suivante : Chaque moitié de l'arc hémal se compose typiquement d'une partie supérieure, la pleurapophyse, qui se continue du côté ventral par une autre partie, l'hémapophyse, et se joint à l'autre moitié par une pièce ventrale l'hémépine. Chaque arc hémal peut porter sur sa convexité un appendice qui est l'origine du membre.

Les pleurapophyses répondent aux côtes vertébrales. Chez les Poissons, elles sont fausses ou flottantes, c'est-à-dire ne se continuent point par une hémapophyse. Dans les classes supérieures respirant dans l'air, elles ont plus de diversité. Ainsi la pleurapophyse pelvienne est formée de deux pièces consécutives, la côte sacrée en haut, l'ilion en bas. L'ilion peut s'aplatir, s'allonger dans les deux sens et entrer secondairement en rapport avec d'autres vertèbres. D'autre part, il s'unit en bas avec deux hémapophyses appelées ischion et pubis, la dernière appartenant au segment précédant celui qui donne à la fois l'ilion (pleurapophyse) et l'ischion (hémapophyse).

Les appendices rayonnants ou membres sont, de tous les éléments du segment vertébral, les moins constants et les plus variables. Ils se présentent à la fois comme des épines ou des stylets allongés chez les Poissons

(1) Owen cite à ce propos le cas des points d'ossification multiples du crâne dans les fœtus, points qui ne peuvent être expliqués chez les Oiseaux, comme ils le sont chez les Mammifères, par les facilités qu'ils donnent à l'accouchement. Mais cette objection ne signifie rien contre le principe de Cuvier, car une autre nécessité que celle-ci a pu conduire à la multiplicité des noyaux d'ossification dans le crâne si, comme je le pense, il y a une corrélation étroite entre la marche et la rapidité de l'accroissement du squelette et les centres spéciaux d'ossification (p. 475). Comme la concordance entre les points d'ossification du crâne chez les différents Vertébrés n'est pas si absolue qu'elle indique d'une manière formelle une loi supérieure d'organisation s'imposant à tous, on peut tout aussi bien rattacher l'existence de ces centres multiples à leur rôle organogénétique. Ce n'était pas le principe d'explication qui était en défaut dans l'exemple choisi par Owen, mais l'explication elle-même à laquelle on s'était trop naïvement et trop superficiellement arrêté.

(arêtes insérées obliquement sur les côtes), comme des plaques dans les apophyses uncinées des Crocodiles et des Oiseaux, enfin comme des membres de complication variée.

Chez le Protoptère cet appendice, dans l'arc pelvien, se segmente transversalement pour former le membre filamenteux. Chez les Amphibiens il reprend son unité primitive ; il a moins d'articulation que chez les Dipneustes, mais il offre une répétition végétative par bifurcation de ses segments périphériques qui se divisent d'abord en deux (*Amphiuma didactylum*), puis en trois rayons (*Amphiuma tridactylum*). Enfin chez *Menopoma* cette partie est divisée en cinq rayons. D'ailleurs les embryons montrent que nageoire, aile, bras, commencent par une branche ou un bouton aussi simples que l'appendice pris comme origine du membre. « Les bras et les jambes sont donc des développements d'appendices costaux, mais ce ne sont pas des côtes libérées » contrairement à ce que pensait Oken.

La théorie vertébrale d'Owen était d'une complication inouie, la détermination des os du crâne donnait lieu à des difficultés parfois inextricables, enfin le rattachement du membre antérieur à l'arc hémal de la vertèbre occipitale forçait à regarder l'omoplate, le coracoïde, l'humérus et même les phalanges comme des os du crâne, ce qui répugnait à beaucoup. Aussi cette théorie n'obtint-elle jamais une adhésion unanime. D'ailleurs, dernier produit d'une méthode comparative trop exclusivement limitée à l'étude de l'adulte, elle ne pouvait lutter contre les observations embryologiques, bientôt multipliées, qui, au lieu de trouver dans l'organisme en formation la simple répétition sériale de segments semblables, y ajoutaient la notion de parties spéciales, séparaient le squelette branchial du squelette costal et distinguaient de ce dernier le squelette des ceintures. Mais avant d'exposer ces vues nouvelles, il faut citer encore une théorie morphologique des membres fondée sur les mêmes considérations que celle d'Owen, bien qu'elle aboutisse à des résultats un peu différents, c'est la théorie de P. Gervais.

Cet auteur accepte la théorie vertébrale et il pense que chaque segment porte une paire d'appendices comme chez les Arthropodes. Pour former un membre cinq de ces appendices se fusionnent plus ou moins complètement entre eux à leur extrémité proximale, tandis qu'ils demeurent libres et distincts à la distale. Ces fusions ne sont point observées ontogéniquement, mais l'auteur les déduit de certains faits anatomiques. L'humérus et le fémur montrent seulement trois rayons au lieu de cinq, et encore ces rayons, fusionnés dans leur partie moyenne, ne sont guère discernables qu'à leurs extrémités. Ainsi l'humérus est formé habituellement de trois rayons: le IIe, le IIIe et le IVe. Le deuxième

est représenté par la grosse tubérosité, le bord externe de la diaphyse et l'épicondyle ; le troisième par la tête articulaire la portion moyenne de la diaphyse et le condyle ; le quatrième par la petite tubérosité, la portion interne de la diaphyse, quelquefois séparée du reste du corps de l'os par le trou entépicondylien, enfin par la trochlée. Les deux rayons extrêmes (I et V) seraient représentés dans certains cas seulement : le dernier rayon, sur le bord externe de la diaphyse humérale chez le Fourmilier didactyle par deux saillies apophysaires tournées l'une vers l'autre et se rejoignant presque, et le premier par les deux stylets dont le bord interne de l'humérus de la Taupe est pourvu.

Le radius, en rapport avec le scaphoïde et le semi-lunaire os du IIe et du IIIe rayons, répond à ces derniers ; le cubitus au IVe ; le Ve est représenté par le pisiforme ; le 1er par l'os falciforme de la Taupe.

Ceci suffit pour montrer l'idée que Gervais se faisait des membres et pour faire ressortir en même temps l'invraisemblance de sa théorie. Autant il est facile de comprendre la nature appendiculaire des membres dans les cas de métamérie avec squelette externe, comme chez les Arthropodes, autant il est difficile de le faire lorsque le squelette, interne, est profondément enfoui dans les chairs. Comment, dans ce cas, la fusion de la partie proximale de ces appendices pourrait-elle se faire d'une manière aussi parfaite qu'elle doit l'être pour donner le stylopode unique, sans retentir jusque sur les segments dont ils proviennent, et rien, ni dans la colonne vertébrale ni dans les nerfs qui vont aux membres, n'indique de semblables fusions. Nous n'aurions donc pas parlé de cette théorie, complètement périmée du reste, si elle ne fournissait un exemple typique d'une ancienne méthode, très défectueuse, de l'anatomie comparée et qui a longtemps faussé les comparaisons. Vouloir trouver dans des dispositions anatomiques très rares, uniques même, comme les stylets de l'humérus de la Taupe, les représentants de pièces typiques de cet os, c'est accorder à une adaptation spéciale une valeur qui ne lui appartient pas, c'est fonder l'idée de la composition d'un organe sur des données erronnées et élever le contingent au rang de l'essentiel.

Les théories modernes ne font plus appel à de semblables détails ostéologiques pour élucider l'origine des membres. Elles la cherchent dans la transformation de certaines parties (arcs branchiaux), dans le développement local de plis cutanés ou d'appendices métamériques, enfin dans celui d'ébauches spéciales (Geddes). Nous examinerons les principales :

1° *Théorie de* Gegenbaur. — Gegenbaur fit remarquer la grande ressemblance qui existe entre la ceinture thoracique des Poissons et un arc branchial. Il admit que la ceinture dérive d'un arc ayant changé

de fonction, tandis que le membre est formé par des appendices de cet arc comparables aux rayons branchiaux des Sélaciens. Si l'on suppose en effet que, dans un arc constitué comme celui de ces animaux, le rayon branchial médian grandisse et que les autres rayons s'en rapprochent graduellement de manière à s'insérer directement sur lui, l'arc porterait alors un appendice unique bipenné, et si l'axe de cet appendice se subdivisait en segments, ce qui doit fatalement arriver dans l'adaptation à la natation, l'ensemble ressemblerait tout à fait à la nageoire bisériée de *Ceratodus* à laquelle GEGENBAUR, la considérant comme primitive, a donné pour cela le nom d'*archiptérygium*. Il est facile de passer ensuite de l'archiptérygium à la nageoire unisériée par simple atrophie des rayons postaxiaux et élargissement ou soudure à leur base de quelques-uns des rayons préaxiaux.

Pour GEGENBAUR les deux ceintures et les deux paires de membres ont vraisemblablement pris naissance par ce procédé, c'est-à-dire par transformation d'arcs viscéraux de la partie postérieure de la cage branchiale qui ont perdu leur fonction respiratoire. Elles ont ensuite subi une migration plus ou moins considérable dans le sens caudal et se sont écartées de leur lieu d'origine, puis séparées l'une de l'autre. Cette migration expliquerait en grande partie pour GEGENBAUR la formation des plexus nerveux des membres et leur constitution par des racines nerveuses appartenant à une région beaucoup plus craniale que celle qui correspond à la situation définitive du membre.

La dérivation de l'arc pectoral d'un arc viscéral paraît absolument impossible si l'on réfléchit à leur situation réciproque. La ceinture est séparée des arcs par l'interposition du cœlome (GOODRICH). Les arcs sont développés dans la paroi du tractus intestinal, ou, brièvement dans la splanchnopleure, l'arc pectoral se forme dans la somatopleure. Aussi les nerfs, qui ne perforent jamais le squelette branchial, sont obligés de traverser les ceintures pour se rendre aux membres. L'arc pectoral est avant tout, comme on l'a vu plus haut, une pièce de charpente destinée à maintenir la forme du corps. Comment aurait-il pu franchir le cœlome et abandonner sa situation profonde pour venir occuper la position très superficielle qui lui est attribuée ? Arc pectoral et squelette viscéral des Poissons gnathostomes sont deux parties complémentaires l'une de l'autre, l'arc devant nécessairement exister avec la corbeille branchiale de ces êtres telle qu'elle est constituée ; on ne saurait donc concevoir comment d'une corbeille branchiale se détacheraient à un moment donné deux arcs destinés à former les membres.

2° *Théorie de* DOHRN. — Les idées de GEGENBAUR furent vivement combattues par DOHRN, qui s'éleva surtout contre la pensée de faire

dériver les membres de rayons branchiaux. Pour lui, ils étaient fournis au contraire par des appendices des métamères plus ou moins comparables aux parapodes des Annélides. S'appuyant sur ce que chaque myotome envoie un bourgeon musculaire dans le pli cutané qui représente l'ébauche des nageoires impaires, il admit que ces bourgeons représentaient la musculature métamérique d'appendices autrefois métamériques aussi et isolés, mais confondus maintenant dans le pli cutané.

Ces appendices étaient primitivement au nombre de deux paires dans chaque segment : une paire dorsale située sur les bords du système nerveux central, largement ouvert comme l'est la plaque neurale ou la gouttière médullaire chez l'embryon ; l'autre, ventrale, placée à la limite des myotomes et de la plaque latérale dans l'embryon. Les appendices de chaque métamère étaient séparés de ceux des métamères voisins. Dans leur ensemble ces appendices constituaient deux rangées régulières siégeant, l'une sur les bords de la face dorsale, l'autre à peu près au milieu des flancs. Ils formèrent plus tard, en se fusionnant dans le sens longitudinal, les nageoires paires et les nageoires impaires qui ont toutes deux la même origine. En effet, lorsque le Vertébré prenait sa forme définitive en partant du type qui vient d'être décrit, des changements très particuliers se produisaient dans chaque région et entraînaient la formation de l'une ou de l'autre espèce de nageoires. Au tronc et à la queue le canal médullaire se fermait, amenant sur la ligne médiane dorsale les deux rangées satellites de petits appendices pairs qui se fusionnaient en la nageoire impaire. A la queue il se passait un phénomène inverse dans la région ventrale qui ne se développait pas, les plaques latérales et l'intestin postérieur entrant en régression, tandis que les myotomes prenaient leur place. Par suite les deux rangées ventrales d'appendices se rapprochaient et se fusionnaient sur la ligne médiane en la nageoire impaire ventrale. Mais au niveau du tronc, à cause de la présence des viscères, cette fusion ne pouvait s'opérer et les deux rangées d'appendices restaient distinctes l'une de l'autre, en avant de l'anus d'où elles partaient en divergeant pour se diriger cranialement vers la région branchiale où elles s'arrêtaient. Ces deux bandes latérales formaient ensuite les nageoires paires par la fusion des appendices qui les composaient.

3° *Théorie de* Balfour, Mivart, Thacher. — Cette théorie fut conçue à peu près en même temps par ces trois savants et reçut plus particulièrement de Balfour l'appui précieux de ses recherches embryologiques qui la diffusèrent rapidement dans le monde zoologique. Pour ces auteurs, les membres ont pris naissance dans un repli horizontal de la peau qui courait tout le long du corps des ancêtres des Vertébrés, à

peu près de la même façon que le fait, dans le plan sagittal, la nageoire impaire. Ce repli se développa ensuite exclusivement à la partie antérieure et à la partie postérieure du tronc, tandis que sa portion intermédiaire s'atrophiait, et il se forma ainsi deux nageoires paires de chaque côté. VAN WIJHE pense que la nageoire latérale continue est peut-être représentée aujourd'hui par les métapleures de l'Amphioxus.

Dans les plis cutanés latéraux se développèrent ensuite, d'après les auteurs de cette théorie, un squelette et des muscles, et ceux-ci nés de myotomes à disposition métamérique étant métamériques eux-mêmes, entraînèrent la formation de pièces squelettiques disposées de la même façon. Certaines de ces pièces placées à l'insertion de la nageoire sur le corps s'enfoncèrent peu à peu dans l'épaisseur de ce dernier pour donner plus de résistance aux nageoires ; elles formèrent les pièces basales ou *basalia*, tandis que les autres pièces comprises dans la nageoire devinrent les rayons (*radialia*). Les basalia se fusionnant entre eux fournirent des plaques plus ou moins larges, dont une partie se sépara pour constituer la ceinture, tandis que le reste, entièrement consacré au membre, en formait la partie basale, articulée avec la ceinture.

Cette théorie jouit actuellement d'une faveur assez marquée. Elle est adoptée par beaucoup d'auteurs, entr'autres par WIEDERSHEIM. Il faut éviter toutefois, si on l'accepte, de disposer les plis latéraux comme ils le sont dans la figure ci-après (WIEDERSHEIM), c'est-à-dire obliquement de bas en haut et d'arrière en avant, car cette disposition serait incompatible avec leur fonction. En effet étant donné que le moteur des Poissons est leur queue, des plis latéraux obliques comme ceux-ci auraient pour objet de faire constamment monter l'animal obliquement dans l'eau au lieu de le laisser avancer horizontalement. Si ces plis s'effaçaient au moment de la nage en se couchant sur les flancs, ils auraient alors perdu leur fonction de quille de roulis, et de plus ils reprendraient tous leurs inconvénients lorsque l'animal les redresserait pour s'arrêter, comme il fait d'habitude de ses nageoires paires. Cet inconvénient n'existait pas dans l'hypothèse de DOHRN où les membres pairs, bien qu'obliques dans le même sens au début de leur formation, ne pouvaient pas produire un semblable résultat parce qu'ils étaient alors formés d'appendices isolés entre lesquels l'eau pouvait passer aisément. Plus tard lorsque les membres s'achevaient par confluence des appendices segmentaires, le membre antérieur étant séparé du postérieur, les inconvénients inhérents à la présence du pli continu ne se produisaient plus.

Ces observations font ressortir les difficultés que soulève l'existence d'un pli latéral oblique imaginé pour expliquer le développement des

membres pairs. On pourrait en adresser d'aussi fortes à l'idée d'un pli horizontal continu dont l'existence paraît peu compatible avec les mouvements latéraux puissants qui ont dû être les premiers effectués par les Vertébrés ancestraux si l'on regarde, comme cela paraît justifié, les relations des myotomes et de la chorde comme une des dispositions les plus fondamentales de leur organisation.

Toutes ces théories se ressentent encore de l'idée de trouver l'origine des membres dans un élément sérial répété sur une grande longueur sinon sur toute l'étendue du corps, idée qui n'est pas du tout corroborée par l'examen approfondi de l'organisation des Vertébrés. Ce n'est que

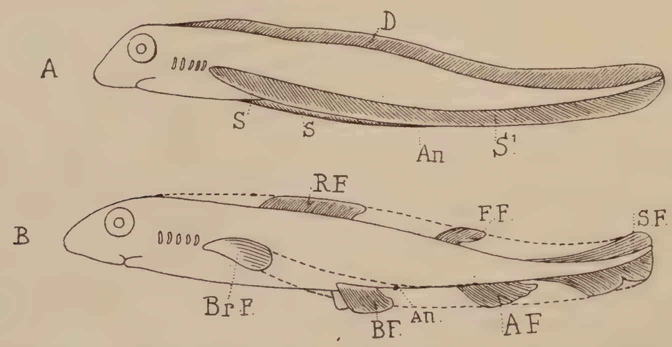


Fig. 223. — *Schéma du développement des nageoires paires et impaires*, d'après Wiedersheim. A, plis médian et latéraux continus ; — B, les nageoires définitives.

An., anus ; — BF, nageoire ventrale ; — BrF, nageoire pectorale ; — FF, nageoire adipeuse (sans rayons osseux) ; — RF, nageoire dorsale ; — S, S, plis latéraux ; — S^1, endroit où les plis latéraux se continuent dans le pli médian ; — SF, nageoire caudale.

par une schématisation excessive, et en méconnaissant l'importance de la céphalisation ou de la polarisation si marquée de ces êtres que l'on peut les imaginer formés de parties toutes semblables. Sous ce rapport, les vues de Dohrn admettant une succession continue d'arcs branchiaux dans la plus grande partie du corps de ces animaux, sont aussi peu soutenables que la conception vertébrale exclusive d'Owen.

4° *Théorie de* Geddes. — En 1912, un auteur anglais A. C. Geddes a proposé une théorie des membres qui paraît beaucoup plus heureuse que les précédentes.

L'auteur combat la théorie de Gegenbaur parce qu'elle exige que la paroi du corps soit homogénétique avec la paroi pharyngienne. C'est ce que j'avais déjà fait remarquer dans ma Morphologie des Vertébrés en rappelant l'absence du cœlome dans la région branchiale et les rapports tout différents de l'arc scapulaire et d'un arc branchial. Il combat ensuite la théorie du pli latéral pour diverses raisons, notamment parce que

ce pli manque dans sa partie moyenne chez les embryons de Poissons et d'Amphibiens, parce que cette théorie n'explique pas la présence de deux paires de membres seulement alors qu'un nombre plus grand serait plus favorable aux Vertébrés serpentiformes, enfin parce qu'elle suppose aux membres une origine somitique qui n'est pas exacte. Il fait remarquer en effet que, contrairement à la théorie purement segmentaire, on peut se demander s'il est vrai qu'à aucun stade ontogénique le corps d'un Vertébré consiste en une série de parties essentiellement semblables, répétées le long d'un arc longitudinal et de rien d'autre ?

En réalité la segmentation est d'abord exclusivement dorsale, la plaque latérale qui formera la paroi ventrale est au début insegmentée et n'est envahie que plus tard par la segmentation. Bien que tous les segments, sauf peut-être quelques segments céphaliques, s'accroissent ultérieurement du côté latéral et ventral, deux groupes de segments ne dépassent jamais la ligne latérale et créent ainsi des manques ou des défauts dans la segmentation ventrale. Le nombre et le numéro d'ordre de ces segments ne s'étendant pas au côté ventral sont sujets à quelques variations, mais, en règle, le défaut antérieur ou pectoral comprend tous les segments entre le 4e cervical et le 2e thoracique (du 5e au 9e métamère), le postérieur ou pelvien, affecte ceux qui sont situés entre le 1er lombaire et le 2e sacré (21e-26e métamères).

La portion d'abord insegmentée présente secondairement deux extensions : l'une antérieure, l'autre postérieure qui forment les parties ventrales des saillies caudale et céphalique. Lorsque celles-ci ont pris naissance l'embryon possède : 1° une région axiale dorsale droite segmentée ; 2° une région axiale dorsale gauche segmentée ; 3° une région viscérale centrale insegmentée ; 4° une région viscérale antérieure insegmentée ; 5° une région viscérale postérieure également insegmentée. Les régions ventrales d'abord insegmentées se segmentent secondairement, d'une manière un peu différente les unes des autres. La viscérale antérieure subit une sorte de segmentation, la segmentation branchiale, tout à fait indépendante du métamérisme axial, et ses éléments neurogéniques et myogéniques abandonnent leur propre métamérisme pour se plier à ce métamérisme nouveau. La région centrale subit une invasion segmentaire venue des segments dorsaux correspondants. Toutefois celle-ci est plus parfaite dans sa région antérieure (thoracique), où les segments sont bien plus reconnaissables. En arrière, dans la région viscérale postérieure, la segmentation secondaire est parfaite.

Les lignes des manques dans la segmentation secondaire ventrale coïncident avec celles de la jonction entre la région viscérale centrale et

les deux régions antérieure et postérieure. En ces points se fait une accumulation de tissu mésenchymateux indifférencié qui est l'origine de la crête de Wolff et du squelette des membres. Ce mésenchyme dérive des parties latérales de l'embryon (*membrana reuniens inferior*), il ne doit rien aux somites, pas plus que le bourgeon du membre ou mieux que la partie centrale de celui-ci, le squelette. Quelques-uns des muscles et les nerfs des membres dérivent des segments arrêtés dans leur développement du côté ventral, le reste des muscles et les fascias représentent sans doute le mésenchyme originel. En résumé l'archécentre des membres et des ceintures, qui croissent dans le sens du tronc à partir de la base des membres, doit être cherché dans l'existence de quatre aires dans la paroi du corps où peuvent se former des accumulations cellulaires. A chacune de ces aires concourent trois des cinq régions du corps : la dorsale axiale du même côté, la viscérale centrale, et l'une des viscérales extrêmes.

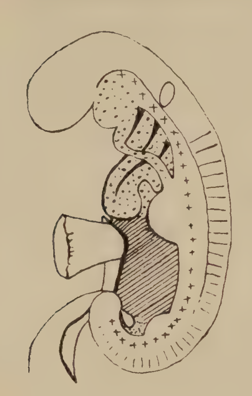


FIG. 224. — *Embryon humain Lr de* Hrs *avec les différentes aires indiquées par* GEDDES.
La zone avec hachures obliques répond à la partie viscérale centrale insegmentée (plaque latérale). Les deux zones marquées de points, en avant et en arrière de la précédente, répondent aux projections céphalique et caudale de la zone centrale.

Si l'on admet que l'archécentre du membre des Vertébrés est une accumulation de mésenchyme ne différant de l'autre mésenchyme que par sa situation topographique, il est clair que chercher à établir des homologies très fouillées entre les parties hautement spécialisées des nageoires libres des Poissons et celles non moins spécialisées des membres des Tétrapodes est pratiquement sans profit. Il y a même des pièges à essayer d'homologuer définitivement les parties d'un membre d'un haut Vertébré avec celles des Tétrapodes inférieurs. L'archécentre du squelette du membre n'est rien autre qu'un amas mésenchymateux condensé qui bourgeonne en dedans la ceinture, en dehors le membre. Sans une connaissance complète du phylum, qui doit être établie sur des considérations indépendantes des membres, il est impossible d'en dire davantage.

L'archécentre du membre chiridien peut cependant être mieux défini : il comprend une baguette proximale unique qui le relie à la ceinture et qui supporte elle-même deux baguettes ou rayons qui se terminent du côté distal par une pièce en forme de rayon (Amphibiens) ou en forme de plaque (Amniotes) qui se divise pour former les doigts.

La théorie de GEDDES renferme encore des idées intéressantes sur la comparaison des membres entre eux. On les trouvera plus loin. Mais

en tant que théorie générale, elle présente un intérêt spécial particulier sur lequel il faut insister. Elle fournit en effet la démonstration de la valeur toute spéciale de l'ébauche des membres des Vertébrés. Ceux-ci ne sont plus des parties dérivées d'autres parties générales existant chez ces animaux. Ce ne sont ni des appendices du squelette axial comme le pensait Owen, ni des formations branchiales comme l'imaginait Gegenbaur, ni des appendices métamériques fusionnés en une lame latérale continue, dans laquelle se formeraient ensuite localement des projections spéciales munies d'un squleette propre, comme on pourrait l'admettre en combinant les vues de Dohrn avec la théorie du pli latéral. Leur situation fixe aux extrémités de la cavité viscérale, expliquée par les conditions locales de leurs lieux de bourgeonnement, s'accorde à merveille avec les rapports si importants des ceintures avec le cœlome, rapports sur lesquels nous avons tant insisté. Enfin la distinction précise faite par Geddes des diverses parties segmentées ou non, primitives ou secondairement proliférées, que l'on trouve dans l'embryon des Vertébrés, apporte un correctif précieux à la théorie trop absolue de la segmentation foncière, du métamérisme total de ces derniers. L'opposition entre eux et les autres animaux segmentés, si nettement marquée autrefois par von Baer (voy. p. 557) est ainsi de nouveau affirmée et nous servira utilement plus loin pour mieux faire ressortir leurs caractères propres et pour donner à leur morphologie une formule spéciale et une indépendance plus grande qu'on ne l'imagine généralement.

On objectera peut-être ici les travaux très intéressants et très instructifs de toute l'école qui s'est efforcée de retrouver dans l'organisme adulte les parties dispersées des métamères primitifs, et qui a obtenu sous ce rapport des résultats ou quelque sorte merveilleux. Mais ces recherches ne prouvent point du tout la composition absolument métamérique du corps des Vertébrés. Elles montrent ce que l'on soupçonnait, à savoir que tout organe, toute partie de notre corps dérivent de groupes cellulaires qui peuvent être suivis très loin dans l'histoire de l'individu, que telle partie aujourd'hui placée fort loin de tel ou tel métamère, provient cependant de cellules qui lui ont appartenu à un moment donné, ou tout au moins qui se trouvaient dans son territoire. Mais cela ne prouve point du tout que notre organisme soit formé uniquement de métamères, composés eux-mêmes de parties strictement déterminées et répétées dans chacun d'eux. Il y a dans les embryons dis Vertébrés des parties métamériques, c'est incontestable, mais il y en a d'autres aussi qui ne le sont point, et qui cependant, lorsqu'on les suit jusqu'aux premières cellules qui leur ont donné naissance, peuvent paraître métamériques, parce que ces cellules sont localisées dans des points que la métamérie

dominante à ce moment de certains organes (myotomes), semble subordonner à sa propre loi et catégoriser comme parties de métamères. Mais l'absence de segmentation dans la partie préchordale de la tête, l'indépendance des membres de tout système segmentaire (GEDDES), celle qui se montre entre le nombre des segments et l'importance ou le développement des viscères qui leur correspondent, les glissements qui s'opèrent chez les Vertébrés entre l'épisome et l'hyposome, etc., etc., s'opposent à toute conception métamérique absolue, comme à toute origine coloniale des Vertébrés. Est-il besoin d'ajouter que l'idée de la métamérisation absolue des Vertébrés ramène au temps d'OWEN où il ne trouvait pas, du bout du museau à celui de la queue, un point qui ne fut réductible à une vertèbre, alors que la polarisation si nette et si prononcée des Vertébrés, la distinction de parties différentes comme la tête en avant de la IIIe paire cranienne, la région branchiale, celle du tronc, de la queue, les ébauches propres des membres prouvent qu'il n'en est point ainsi.

II. — COMPOSITION FONDAMENTALE DU SQUELETTE DES MEMBRES.

Après ces théories générales sur la signification des membres il importe de dire quelques mots sur la composition de leur squelette osseux. GEGENBAUR partant du membre bisérié des Dipneustes (archiptérygium) avait fait une série de schémas conduisant à la nageoire unisériée des Sélaciens, où trois plaques basales successives, le pro- le méso- et le métaptérygium portent des rayons segmentés. Il suffisait pour cela de supprimer les rayons postaxiaux et d'élargir la base de quelques rayons préaxiaux. Le métaptérygium et ses rayons fournissaient le matériel squelettique du membre des Tétrapodes. Il est facile en effet de trouver dans celui-ci de quoi donner les pièces du chiridium. Cependant on s'entendait mal sur l'axe qu'il convenait d'adopter et WIEDERSHEIM le plaçait autrement que GEGENBAUR. Plus tard POLLARD, EMERY et d'autres cherchèrent d'autres explications. EMERY admet que le type original du membre des Tétrapodes est le chiroptérygium des Amphibiens (fig. 225) comprenant, outre le stylopode, les deux os du zeugopode et une plaque compliquée comprenant un *probasal* (radial ou tibial), portant un rayon rudimentaire (præpollex, præhallux), un *intermédiaire*, un *métabasal* (cubital ou péronéal) avec un pisiforme comme rayon rudimentaire, deux centraux et une série distale de six pièces dont la première pour le (præpollex, præhallux), et les cinq autres

pour chacun des cinq doigts. FRASSETTO, dans un travail étendu (1915), a repris la question. Pour lui comme pour les deux auteurs précédents le type squelettique du membre doit être cherché parmi les Ganoïdes ; il comprend seulement le zeugopode et l'autopode, parce que le stylopode chez tous les Poissons fait partie de la ceinture. Le zeugopode est formé non pas de deux, mais de trois os, l'intermédium, souvent enfoncé entre les extrémités distales des os du zeugopode, représentant le troisième composant dont le reste a été retrouvé par divers auteurs dans la rotule. Le basipode est formé par une plaque plus complexe qu'on ne l'admet couramment et qui est composée d'une première rangée comprenant les trois os ordinaires avec une pièce latérale à chaque extrémité, trois centraux, et une rangée distale de cinq pièces continuées par cinq rayons métapodio-digitaux qui sont le nombre normal (fig 226).

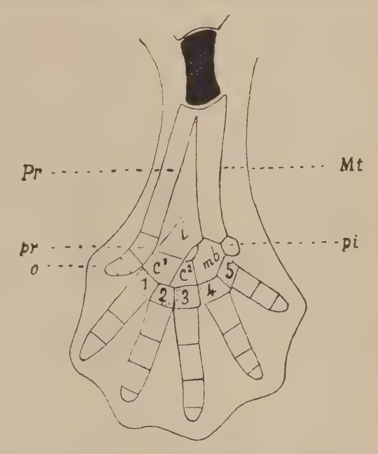


FIG. 225. — *Schéma du chiropterygium d'un Amphibien. Imité* d'EMERY, d'après FRASSETTO.

Pr., propodium = radius, tibia ; — *Mt.*, Metapodium = cubitus, péroné ; — *pr.*, probasale = radial, tibial ; — *pi.*, pisiforme ; — *o.*, carpien du prépollex, tarsien du préhallux ; — *i.*, intermédiaire ; — C^1, central radial, tibial ; — C^2, central cubital péronéal ; — *mb.*, métabasale = cubital, péronéal ; — 1-5, carpiens, tarsiens distaux du mésopode ; — le stylopode est en noir.

Ces vues semblent bien discutables. La présence d'un troisième rayon dans le zeugopode est un non sens parce que ce rayon ne pourrait que gêner les différentes combinaisons réalisées par l'articulation stylo-zeugopodique et les mouvements, même limités, de rotation sur son axe longitudinal que le zeugopode exécute toujours, à des degrés très divers il est vrai, mais qui ne manquent jamais absolument. D'autre part l'utilité d'une troisième pièce pour des insertions musculaires est absolument contestable si l'on remarque comment celles-ci s'établissent chez les Tétrapodes les plus simples, les Amphibiens, où PERRIN a montré la division du travail déjà visible à ce point de vue entre les deux os du zeugopode (voy. p. 62).

Pour ce qui regarde la multiplicité des pièces du basipode, il y a aussi bien des réserves à faire. Sans doute PFITZNER a montré le nombre vraiment considérable d'os que l'on peut rencontrer dans le carpe de l'Homme, en tenant compte des différentes ossifications distinctes que l'on peut y trouver à l'état adulte, en surnombre des éléments canoniques

et la fig. 227 permet de se rendre compte de leur situation. Mais surgit alors la question du critérium de l'individualité d'une pièce osseuse, qui est loin d'être résolue. Faut-il compter comme pièce légitime tout noyau de cartilage hyalin qui apparaîtra à un moment donné dans la plaque basipodiale précartilagineuse ? Sans doute, si l'on peut s'assurer que ce noyau est bien le centre d'une pièce autonome et qu il ne s'incorporera pas plus tard, quelquefois même très tôt, à un autre noyau ou même qu'il ne disparaîtra pas. Mais c'est là une recherche impossible puisque l'embryon sur lequel elle devrait être suivie est préalablement tué et fixé. On répondra peut-être que la multiplicité des observations sur des embryons suffisamment nombreux et bien sériés permettra de trancher la question. Mais les résultats de la pratique ne confirment guère ces espérances, comme le montrent les travaux sur le développement de la main des Oiseaux. Dans le plus récent, PREIN (1914) déclare que ses données sur les pièces du carpe ne s'accordent avec aucune de celles de ses prédécesseurs, pas plus que ces dernières ne s'accordaient entre elles et encore il ne fait pas allusion à l'ancienne description, par PARKER, de pièces cartilagineuses annexées aux métacarpienset dont les auteurs suivants n'ont plus parlé. Mes propres observations sur ce sujet, bien que limitées, m'ont laissé l'impression qu'il est extrêmement difficile d'identifier d'une manière parfaite un nodule cartilagineux au sein du précartilage en remaniement constant de cette région. En réalité nous sommes loin de la belle régularité prévue par la loi biogénétique et la multiplicité des observations ne permet plus de douter

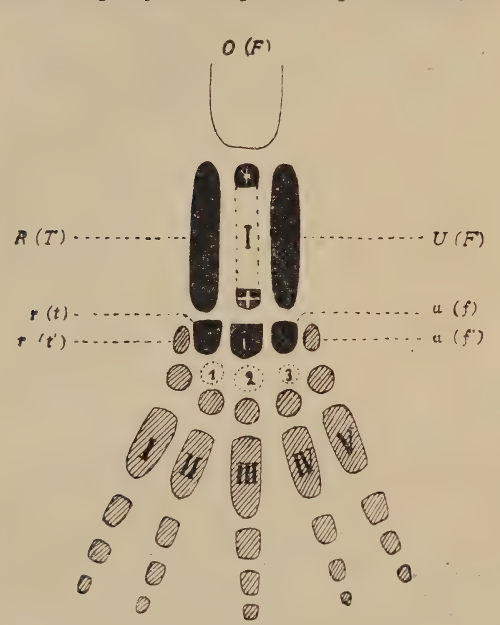


FIG. 226. — *Schéma du squelette des membres des Tétrapodes*, d'après FRASSETTO.

O. (F)., stylopode ; — I., intermédiaire du zeugopode avec ses deux extrémités conservées ; — *, olécrane, + rotule ; — *i.*, cartilage intermédiaire ; — R. (T)., radius, tibial ; — U, (F)., cubitus, péroné ; — *r. t.*, radial, tibial ; — *r'*, *t'*, radial, tibial externes ; — *u. f.*, cubital, péronéal ; — *u'*, *f'*., cubital, péronéal externes ; — *i.*, intermédiaire du carpe ; — 1, central (radial, tibial) ; — 2, central (intermédiaire) ; — 3, central (cubital, péronéal) ; — I-V, métapodiaux.

que les premiers auteurs se sont laissés impressionner par quelques apparences favorables à celle-ci, d'où l'on s'est hâté de conclure à la réalité d'une répétition phylogénétique qui n'existe pas. De même que dans l'adulte on peut voir des pièces autopodiales développées anormalement d'un seul côté du corps, de même aussi de semblables pièces peuvent se rencontrer dans l'embryon, et, à un moment où les transformations sont plus faciles, elles peuvent s'unir à d'autres, se résorber comme GRAEFENBERG prétend que fait le central du carpe chez l'Homme, ou se conserver. Ce sont là autant d'exemples des variations dont les divers organes, et particulièrement ceux de la vie de relation, nous donnent tant de preuves, mais c'est une faute de vouloir y trouver les restes d'un type primordial qui échappe sans cesse et fuit toujours plus loin à mesure qu'on croit l'approcher.

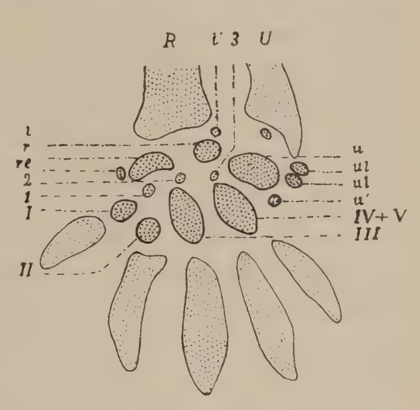


FIG. 227. — *Schéma du squelette de la main d'un embryon humain de 7 semaines avec les noyaux cartilagineux canoniques ou aberrants déjà formés ou qui apparaîtront plus tard,* d'après FRASSETTO.

R, radius ; — U, cubitus.

I, premier carpien distal ; — II, deuxième carpien distal ; — III, IV + V, troisième, quatrième et cinquième carpiens distaux.

i., intermédiaire ; — *i'*, son noyau secondaire ; — *r.*, radial ; — *re.*, radial externe ; — *u.*, cubital ; — *u'*, centre secondaire du pyramidal ; — *ul.*, cubital latéral principal ; — *ul'*, cubital latéral secondaire ; — 1, 2, 3, les trois centraux.

Récemment encore GREGORY (1915) a cru trouver dans un Crossoptérygien fossile (*Sauripterus Taylori*) une nageoire osseuse pouvant servir de point de départ à la formation des membres. L'arrangement des os, s'il imite dans sa disposition radiale quelques-unes des dispositions des rayons des membres chiridiens, s'opposerait cependant absolument, par l'échelonnement des articulations transversales à différentes hauteurs de la nageoire, à l'établissement des flexions angulaires qui sont indispensables au membre chiridien où, lorsqu'elles manquent (Cétacés), elles ne le font que d'une manière secondaire. Le membre de *Sauripterus Taylori* n'est donc qu'une imitation apparente du membre chiridien, et les considérations développées dans le prochain chapitre sur les fonctions de ces membres et sur celles des nageoires montreront l'impossibilité absolue de passer directement de ces dernières au premier. Le seul point commun de toutes ces formations c'est le moment où elles sont à l'état d'ébauches, dès que leur spécialisation commence à se révéler toute comparaison devient impossible.

III. — Comparaison des membres antérieurs et postérieurs.

L'observation la plus superficielle suffit pour se convaincre de l'homologie des membres antérieurs et postérieurs qui est pour ainsi dire de connaissance vulgaire et a été admise depuis fort longtemps. Mais l'analyse plus poussée de leur structure a montré des différences qui ont beaucoup embarrassé les anatomistes et ont donné matière à des controverses interminables. Eisler citait en 1895, 292 notes ou mémoires se rapportant à cette question, c'est dire l'importance qu'elle a en anatomie comparée, et justifier en même temps les détails qui vont suivre. D'ailleurs nulle question n'est plus propre à montrer les difficultés que soulèvent les comparaisons anatomiques et à mettre en évidence les pièges qui se dressent à tout instant sur le chemin de cette recherche.

Un premier fait frappe tout d'abord, c'est que les muscles ayant le même rôle, et que l'on est d'autant plus porté à regarder comme homologues, parce que l'identité de fonction leur impose d'étroites ressemblances, sont placés en sens inverse, les extenseurs se trouvant en arrière au bras, en avant à la jambe, et les fléchisseurs dans le même rapport retourné. Pour expliquer cette disposition on a imaginé diverses théories.

La première est celle de Vicq d'Azyr (1778) qui eût l'idée de comparer non pas les deux membres d'un même côté, mais le bras droit par exemple et la jambe gauche en plaçant *leurs têtes articulaires zonales dans la même direction, du même coté d'une ligne droite*, ce qui revient à faire subir à la jambe une rotation de 180° sur son axe longitudinal. Dans ces conditions la jambe a sa face de flexion tournée en avant comme celle du bras supiné, sa face d'extension regarde en arrière, le genou est dirigé en arrière comme le coude, et les muscles extenseurs et fléchisseurs se correspondent exactement sur les mêmes faces des membres. Mais les os du zeugopode et de l'autopode n'ont point les homologies que font supposer d'habitude leur importance fonctionnelle, et contrairement à ce qui paraît évident a priori, la situation des divers os force à établir les homologies suivantes : radius = péroné ; cubitus = tibia ; rotule = olécrane ; pouce = cinquième orteil ; le gros orteil = le cinquième doigt. D'autres auteurs sont arrivés ultérieurement à des conclusions analogues ; on les appelle *antitropistes* par opposition aux *syntropistes* qui comparent entre eux les membres d'un même côté. Toutefois il faut ranger aussi parmi les antitropistes les auteurs qui, tout en comparant les membres d'un même côté, les regardent comme l'image en miroir, c'est-à-dire renversée, l'un de l'autre. Nous y reviendrons plus loin.

Cependant l'homologie entre le pouce et le cinquième orteil ne satis-

faisait pas les anatomistes et CRUVEILHIER pensa améliorer la théorie de VICQ D'AZYR en comparant les membres comme il l'avait fait, mais l'avant-bras étant en pronation. De cette façon le pouce était ramené du même côté que le gros orteil et comparable avec lui, mais le croisement des deux os de l'avant-bras créait une difficulté qui forçait CRUVEILHIER à admettre que la partie proximale du cubitus = partie proximale du tibia, tandis que sa partie distale était comparable au péroné. Des difficultés analogues portant sur l'un ou l'autre des os des membres se rencontrèrent dans toutes les théories proposées, et cela indique clairement combien l'idée d'homologie est difficile à appliquer, combien il faut se méfier des solutions proposées, souvent accueillies avec empressement, parce qu'elles tranchent une des principales questions qui se présentent à l'occasion de ces comparaisons. Il faut bien examiner avant de les accepter, si, en résolvant une difficulté très visible, elles n'en font pas naître une autre qui passe d'abord inaperçue. C'est à ce titre seulement, et comme premier exemple des complications inattendues surgissant à chaque tentative d'explication, que nous avons rappelé ici la théorie bien oubliée de CRUVEILHIER.

A la comparaison renversée de VICQ D'AZYR, FLOURENS substitua la comparaison directe des deux membres du même côté en mettant l'avant-bras en pronation. Alors la main et le pied sont tournés dans le même sens, radius = tibia, cubitus = péroné, pouce = gros orteil. La rotule ne répond point à l'olécrane, c'est un sésamoïde particulier développé dans le tendon du triceps crural. La direction différente du coude et du genou ne signifie rien pour FLOURENS, car le sens dans lequel se meut une articulation ne peut évidemment changer la valeur morphologiquedes os qui la composent. Cette manière de voir, à laquelle STIEDA s'est rallié entièrement par la suite, laissait en suspens la difficile question de l'homologie des muscles des parties antérieures du bras et de la jambe, et l'explication du croisement des os de l'avant-bras, tandis qu'ils sont parallèles à la jambe. Pour les résoudre CH. MARTINS a imaginé sa célèbre théorie de la torsion (1857).

a. *Théorie de* CH. MARTINS. Considérant que l'humérus est tordu sur son axe longitudinal, comme le montre la gouttière dite de torsion, CH. MARTINS admet qu'il a été l'objet d'une torsion de 180° qui en fait un fémur retourné. Dès lors si on le scie transversalement au niveau de son tiers supérieur et qu'on fasse effectuer à sa partie inférieure, prolongée par l'avant-bras et par la main, une semblable rotation, on arrive à mettre les deux membres du même côté dans une position semblable, avec les principaux os fonctionnels dans la même situation, et la comparaison n'offre plus aucune difficulté. En effet le

col de l'humérus est dirigé en dedans comme celui du fémur ; la partie postérieure ou tricipitale de l'os du bras se trouve en avant comme la partie convexe ou quadricipitale de l'os de la cuisse. Les deux os sont donc semblables, leurs condyles distaux se contournent en arrière, le cubitus parallèle au radius est externe comme le péroné et sans croisement comme lui, le pouce est tourné en dedans comme le gros orteil.

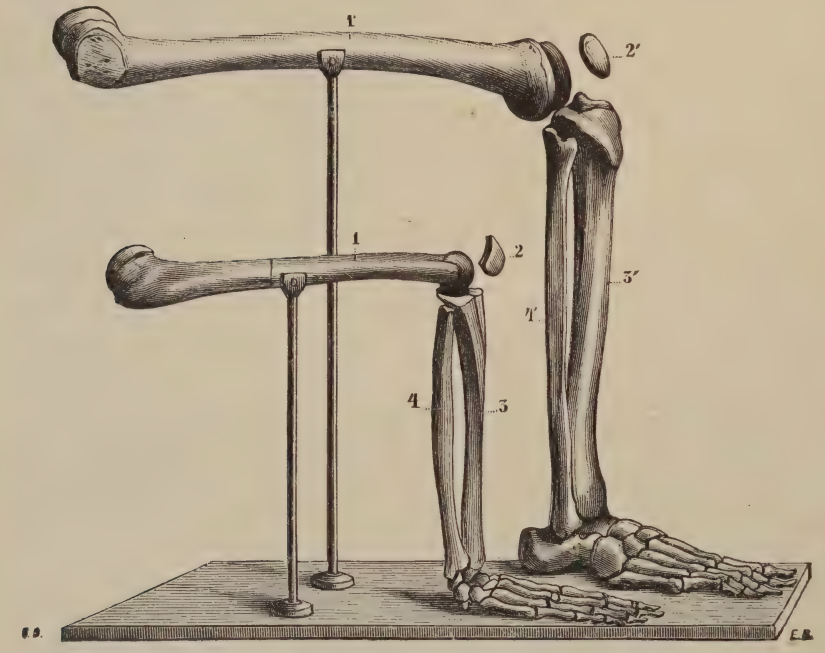


Fig. 228. — *Comparaison des membres, l'humérus étant détordu et l'avant-bras ramené au type de la jambe*, d'après Ch. Martins.

1, humérus détordu de 180° ; — 1', fémur ; — 2, olécrane, homologue de 2' rotule ; — 3 et 4, radius et cubitus, homologues de 3' et 4', tibia et péroné (on voit que l'extrémité supérieure du cubitus a été sciée et rattachée au radius).

Quelques difficultés de détail subsistaient cependant encore : l'absence d'une rotule au coude, puis le développement si différent du proximum du cubitus et de celui du péroné, dont le premier s'articule largement avec l'humérus, tandis que le second ne prend aucune part à l'articulation du genou. Ch. Martins rétablit la concordance en sciant transversalement l'olécrane, puis longitudinalement la moitié environ de la face postérieure du cubitus qu'il rattachait, ainsi que l'olécrane, à la face devenue antérieure du radius (voy. fig. 228). Celui-ci prenait alors tout à fait la place d'une rotule, en même temps que le proximum du radius, agrandi, ressemblait davantage à celui du tibia. Ces expédients, acceptables à un examen superficiel, sont inadmissibles ou inutiles en y

regardant de plus près. Inadmissibles parce qu'on ne peut imaginer que l'individualité d'une pièce telle que le radius soit assez peu déterminée pour qu'elle puisse faire des emprunts aussi mal définis à ses voisines. Inutiles, parce que s'ils résolvent la question pour l'Homme, ils la laissent entière pour d'autres, tant sont variables les manières d'être des articulations du genou et du coude et la part qu'y prennent chacun des os du zeugopode. Chez les Reptiles, par exemple, le péroné s'articule avec la plus grande partie du condyle externe du fémur bien que celui-ci reçoive aussi une partie du plateau tibial. Chez les Ruminants le radius envahit toute la largeur de l'articulation humérale sans que le cubitus soit obligé pour cela de lui abandonner une partie de sa tête qui reste au contraire bien développée, mais passe entièrement du côté caudal de l'articulation. L'examen d'autres cas montrerait qu'il en est partout de même, c'est-à-dire que les os du zeugopode ont dans chaque type un développement particulier dans leur articulation stylopodique, développement conditionné par le reste de la structure du membre et par son fonctionnement.

Ainsi, sans même entrer dans la critique complète de la théorie de la torsion, on voit déjà par l'examen des homologies du genou et du coude que cette théorie ne résout point le problème général de la comparaison des membres, parce que ce problème, posé comme il l'était dans cette théorie, n'existe pas. Il n'y a pas ici de problème général, mais seulement des cas particuliers qui doivent être traités chacun séparément ; toute solution générale s'accroche à des particularités de détails qui la rendent impossible. C'est la confirmation éclatante de ce fait bien souvent proclamé par les morphologistes, mais toujours méconnu, qu'il ne saurait y avoir d'homologies parfaites qu'entre parties d'espèces très voisines.

Mais ces critiques ne se firent pas jour tout d'abord et la théorie de la torsion jouit d'une grande vogue pendant plusieurs années. Ch. Martins supposait d'abord que la torsion de l'humérus était purement virtuelle, mais lorsque Gegenbaur (1868) eût montré qu'elle s'accroît chez le fœtus puisqu'elle passe de 121° (fœtus de douze semaines), à des chiffres de plus en plus élevés pour arriver chez l'adulte à 168° environ, il admit que cette torsion est initialement virtuelle et en partie acquise dès le début, puisqu'elle se montre déjà si avancée chez les jeunes fœtus, mais qu'elle s'accuse à partir de la douzième semaine.

La torsion de l'humérus se mesure par l'angle formé entre un premier plan passant par l'axe bitrochléen et l'axe de la diaphyse et un second donné par la direction de la tête proximale sur ce même axe de la diaphyse. P. Broca a imaginé un instrument destiné à le mesurer et avec lequel il a pris un grand nombre de mensurations chez des animaux

divers. Ses recherches ont mis en lumière les faits suivants : 1° la torsion humérale atteint son maximum chez l'Homme et en particulier chez le Blanc ; 2° les Nègres sont intermédiaires sous ce rapport entre les races supérieures et les Singes anthropoïdes ; 3° l'humérus gauche est généralement moins tordu que le droit ; 4° la torsion humérale est en général plus prononcée chez la Femme que chez l'Homme. Ces numérations qui ont beaucoup contribué à affermir à un moment donné la théorie de la torsion et qui ont eu un grand retentissement, ont beaucoup perdu de leur intérêt. Les conclusions qu'elles avaient donné pour l'Homme et les races humaines n'ont pas toute la valeur que leur attribuait Broca. Une différence de quelques degrés n'a pas une grande signification si l'on pense à la difficulté de placer exactement à des points correspondants des os les tiges qui servent à déterminer les axes et aux différences qui résultent des moindres divergences à cet égard. D'autre part les grandes variations mises au jour dans les différents indices anthropométriques, au fur et à mesure que se sont multipliées les observations, appuient dans le même sens. Il reste donc simplement des longues recherches de Broca une grande quantité de données numériques sur la direction des axes articulaires proximal et distal de l'humérus et sur les angles qu'elles font entre elles. C'est une acquisition précieuse qu'il serait bien désirable de voir étendre à un plus grand nombre d'espèces, mais qui ne suffit pas à démontrer la théorie de la torsion à laquelle on peut faire encore d'autres reproches que ceux indiqués plus haut.

Ch. Martins admettait d'abord, on l'a vu, que la torsion de l'humérus était virtuelle, et même après les recherches de Gegenbaur il pensait que 47° seulement étaient dus à une torsion réelle, le reste étant acquis d'avance. Mais cela même ne résolvait pas tout. Où se faisait la torsion ? Les données de Broca faisaient penser qu'elle avait lieu dans le corps même de l'os, et c'est l'opinion à laquelle se rattache encore Testut, tout en admettant que la torsion pouvait être moins grande, et que la différence de 180° se partageait pour ainsi dire entre les deux os, conformément à la théorie de la rotation (voy. p. 504). Mais d'autres auteurs A. Julien (1878), A. Sabatier (1880), pensaient qu'elle se faisait dans les articulations. En réalité comme on l'a déjà indiqué, il n'y a ni torsion, ni rotation parce que les changements de forme ne se passent pas dans un corps rigide à faces et à bords déterminés, ne pouvant être modifiés que par une sorte de violence qui leur serait imposée du dehors, mais bien dans un blastème mou dont les parties, en voie d'accroissement interstitiel, peuvent se déplacer les unes sur les autres, et n'ont rien de fixe, comme le montrent les remaniements du présquelette et

l'insertion des muscles retardée jusqu'à leur achèvement. De plus, toute tentative de localiser exactement les torsions ou les rotations est vaine, parce que tout change à la fois, les relations du membre avec la ceinture, comme celles des différents segments de membres entre eux et celles des ceintures elles-mêmes avec le tronc. C'est un point que Ch. Martins avait parfaitement senti, de même qu'il avait bien entrevu les différences des orientations des membres chez les animaux rampants et les dressés. Malheureusement lui-même et ses successeurs, éblouis par la mesure des prétendus angles de torsion, ont laissé de côté ce point capital de l'histoire des membres.

D'autre part la notion de torsion est si peu définie et si peu évidente que certains auteurs nient toute torsion là où d'autres l'avaient affirmée. L'un des derniers qui aient écrit sur cette question, Le Damany (1903), soutient qu'une torsion de l'humérus et du fémur ne s'observent que chez l'Homme et chez les Anthropoïdes, contrairement à l'idée commune. Faisant subir aux chiffres de Broca une réduction de 90°, il considère que l'humérus de l'Homme blanc s'est tordu de 74° sous l'action contraire des rotateurs en dedans (grand rond, grand pectoral, grand dorsal) insérés sur la diaphyse, et des rotateurs en dehors (sus-épineux, petit rond, sous-épineux), attachés à l'épiphyse. Cette torsion, qui se passerait dans le cartilage de conjugaison, est nécessaire selon lui, car sans elle « le bras étendu aurait comme chez l'Oiseau, le pli du coude dirigé en dehors. » Il arrive à cette conclusion parce que pour lui la tête articulaire de l'humérus est toujours placée au-dessus de la face d'extension de cet os. Dans ces conditions, la cavité glénoïde de l'Homme étant tournée en dehors, la face de flexion de l'humérus regarderait aussi en dehors si cette torsion n'avait pas eu lieu. Mais l'hypothèse de Le Damany est toute gratuite. Il n'y a aucun rapport nécessaire entre la tête articulaire et une face quelconque de la diaphyse humérale, comme le montrent les nombreux exemples rapportés dans la première partie. La tête articulaire et les faces de la diaphyse sont entre elles dans les rapports voulus par l'orientation du membre et de ses segments, et celle-ci varie beaucoup suivant les cas. D'autre part, lorsqu'il a imaginé sa torsion dans le cartilage de conjugaison, l'auteur n'a pas songé que ce dernier n'était point un disque plat, coupant transversalement l'axe de l'os et dans lequel à la rigueur des torsions pourraient se produire. C'est une surface compliquée à saillies diaphysaires emboîtées dans des cavités épiphysaires et qui s'opposent par conséquent d'une manière absolue à toute torsion intra-cartilagineuse.

D'ailleurs les changements indiqués par le mot de torsion peuvent aussi bien résulter d'un tout autre processus que celui indiqué par sa

signification littérale. CAMPANA a montré, il y a longtemps, (1873) que la prétendue torsion fœtale de l'humérus humain était due simplement à la direction particulière de l'accroissement de sa tête, qui se fait principalement du côté de la face interne de la diaphyse.

b. *Théorie embryonnaire ou de la rotation*. Au plus fort du succès de la théorie de la torsion (1875-80), les observations embryologiques venaient montrer qu'il était injustifié d'attribuer, dans l'inversion des os, tout le rôle à un seul des deux membres. Dans l'embryon en effet (p. 434), les deux membres ont au début la même direction ; la saillie du coude et celle du genou sont dirigées toutes deux en dehors, les os du zeugopode sont placés dans un même plan parallèle au plan sagittal, le radius et le tibia en avant (préaxiaux), le cubitus et le péroné en arrière (postaxiaux), le pouce et le gros orteil sont tous deux préaxiaux. Plus tard l'humérus subit un mouvement de rotation de 90° en arrière qui porte la saillie du coude en arrière et le pouce en dehors, tandis que le fémur accomplit un mouvement égal, mais de sens inverse, qui porte le genou en avant et le gros orteil en dedans. Ainsi se trouve réalisée l'opposition de 180° entre les deux os, et qui se réduit en réalité pour chacun d'eux à la moitié de cet écart.

Cette théorie si séduisante n'est elle-même qu'une approximation grossière de la réalité. D'abord la rotation, s'il y en a une, et l'on verra plus loin les corrections qu'il y a lieu d'apporter à cette idée, ne porte pas que sur le stylopode, au moins pour le membre antérieur, et les pièces du zeugopode font tout autre chose que subir passivement le déplacement qui leur serait imposé par le transfert du distum huméral. On a vu page 446, les déplacements successifs du radius chez l'Homme. Des mouvements analogues de cette pièce doivent exister dans une foule d'autres cas. ALBRECHT a insisté il y a longtemps (1876) sur ce point et décrit ce qu'il a appelé la *migration préaxiale* du radius. Pour lui chez les Plésiosaures le radius est médial (en dedans), le cubitus latéral (en dehors). Chez les Reptiles et les Mammifères inférieurs, le radius est cranial, le cubitus caudal; chez les Mammifères supérieurs le radius est latéral, le cubitus médial. Ces différentes positions sont, pour lui, les stades d'un processus continu. Dans le premier stade les os sont parallèles, les deux extrémités du radius sont en dedans (médiales). Dans le second le proximum du radius passe en avant, son distum restant médial (Ruminants). Dans le troisième son proximum est devenu latéral, son distum étant toujours médial, il y a croisement complet des deux os; ensuite chez l'Homme l'os devient entièrement latéral dans la position de supination, mais la possibilité du croisement est conservée (pronation). Les nombreux exemples rapportés plus haut ne permettent pas de penser qu'il

y ait là un processus continu, parce qu'ils font voir trop de différences dans des groupes voisins par d'autres côtés, mais en tout cas la rotation est beaucoup moins simple que ne l'indiquait la théorie. Lorsque les ébauches des membres ont une situation identique leur présquelette est lui-même dans un état tout à fait embryonnaire qui ne permet pas de préciser, comme on l'a fait quelquefois, la direction de ses éléments. Ainsi l'on ne peut pas dire que la ligne âpre du fémur et la partie correspondante de l'humérus ont la même direction médiale, car elles n'existent pas et personne ne peut indiquer où se trouvent placés en ce moment dans le présquelette les points qui leur donneront naissance. Comme on l'a vu page 478, tous ces mouvements se passent dans un blastème mou et pour ainsi dire sans forme, ou plutôt changeant constamment de forme par suite d'un accroissement interstitiel dont le résultat est bien saisissable par suite du changement de l'ensemble, mais qui ne peut se réduire à des séries consécutives de formes dont chacune aurait une précision déterminée. On verra plus loin les conséquences théoriques que l'on doit en tirer, pour le moment nous continuerons l'examen des théories proposées pour la comparaison des membres par celle de STIEDA (1897).

c. *La théorie de* STIEDA *et les recherches récentes.* STIEDA pense que toutes les théories proposées jusqu'ici sont fausses sauf celles de FLOURENS et d'ALBRECHT parce que dans toutes on regarde les extenseurs du membre pectoral comme homologues à ceux du membre pelvien, les fléchisseurs de l'un à ceux de l'autre, et parce que l'on croit devoir comparer l'avant-bras supiné à la jambe.

Pour lui le bras égale le fémur et les parties molles antérieures du bras égalent les parties molles antérieures de la cuisse. Il n'y a torsion, ni des parties molles, ni des os de l'extrémité inférieure de l'humérus. Il n'y a pas eu de rotation des membres en sens opposé autour de leur axe longitudinal. Coude et genou sont homologues malgré leur direction contraire. Les muscles antérieurs du bras (fléchisseurs) sont homologues aux antérieurs de la cuisse (extenseurs), les postérieurs du bras (extenseurs), aux postérieurs de la cuisse (fléchisseurs). La jambe est pronée comme l'avant-bras, car le proximum du péroné est dirigé un peu en dedans, son distum en dehors. On ne peut pas identifier le côté dorsal de l'ébauche du membre avec la face d'extension de l'os.

Ces affirmations, qui dans le mémoire de STIEDA paraissent un peu hasardées, se comprennent bien mieux aujourd'hui avec les connaissances embryologiques et comparatives que nous possédons. Ainsi il est bien certain qu'il n'y a pas rotation des membres entiers sur leur axe longitudinal, et que s'il se passe dans le présquelette des changements auxquels on peut à la rigueur donner le nom de rotation ou de torsion,

rien d'analogue n'a lieu dans les parties molles et personne n'a le droit de dire que l'ectoderme du bord cranial de l'ébauche du membre pectoral se trouve à un moment donné transporté en arrière et sur le bord latéral. Il en est de même pour les muscles. A cause de leur insertion tardive aux os, ils ne subissent point les changements que montrent ceux-ci et se laissent toujours grouper en dorsaux placés au-dessus de l'axe squelettique du membre, et en ventraux placés en dessous de cet axe. Suivant l'orientation que prendront le membre ou ses différents segments, tels de ces muscles prendront une fonction tout à fait différente, sans cesser pour cela d'être homologues puisqu'ils occupent la même situation relative dans l'ensemble. On a vu que certains muscles pelvi-cruraux externes des Urodèles ou des Sauriens pouvaient être rétracteurs ou protracteurs du fémur suivant la position qu'occupe ce dernier sur l'arc de cercle de près de 180° qu'il est susceptible de parcourir. Rien ne fait mieux comprendre comment un même muscle peut devenir protracteur ou extenseur à la jambe (triceps crural), tandis que les fibres correspondantes formeront au bras le biceps, fléchisseur.

En partant de la disposition des muscles des Urodèles, il est facile de donner un schéma d'ensemble des muscles des membres qui permet de fixer très suffisamment les homologies des groupes musculaires. Ceux-ci comprennent un groupe de muscles sous-articulaires ou ventraux, et un groupe de sus-articulaires ou dorsaux. A la jambe les muscles ventraux sont représentés : 1° par les muscles pelvi-cruraux superficiels allant de la plaque pelvienne au bord tibial du membre s'attacher au tibia plus ou moins près de sa tête ; ce sont des muscles indirects n'agissant pas sur le segment qui suit l'os leur servant d'insertion, mais sautant ce segment pour s'insérer au suivant ; à ces muscles s'ajoutent les caudo-cruraux ventraux venus de la queue ; 2° viennent ensuite les muscles pelvi-cruraux profonds, directs, allant de la plaque pelvienne au fémur et formés de deux groupes distincts, l'un (pelvi-fémoral externe) s'attache à la face ventrale de la plaque pelvienne, c'est l'origine des adducteurs et de l'obturateur externe, on peut lui rattacher les caudo-cruraux dorsaux ; l'autre (pelvi-fémoral interne) vient de la face viscérale de la plaque pelvienne, s'attache également au fémur et donne, d'une part le groupe psoas-iliaque protracteur du fémur, de l'autre le ou les rétracteurs (obturateur interne, carré crural).

Les muscles dorsaux sont représentés par les ilio-cruraux superficiels et profonds. Les premiers, de par leur attache dorsale au bassin, ne peuvent pas aller se fixer à la face ventrale du membre comme le faisaient les précédents. Ils resteront donc cantonnés : 1° à son bord antérieur où ils formeront les ilio-tibiaux, indirects, convergeant vers la rotule

pour s'attacher au-delà d'elle au tibia, 2° à son bord dorsal avec l'ilio-péronéal ou biceps. Les profonds, directs, donneront un seul ilio-fémoral. Ces trois groupes de muscles les deux ventraux et le dorsal se retrouveront toujours et garderont toujours les mêmes rapports réciproques. Les muscles ventraux pourront devenir verticaux d'horizontaux qu'ils étaient et prendre une insertion dorsale lorsque le membre sera redressé et que le plancher pelvien sera reculé en arrière ou reporté du côté dorsal comme chez les Oiseaux ; ils n'en seront pas moins sous-jacents à l'ilio-péronéal et à un dérivé de l'ilio-tibial (grand fessier Les rapports essentiels sont conservés.

Mais on voit en même temps qu'il est injustifié de regarder les muscles dorsaux comme extenseurs, les ventraux comme fléchisseurs. Ces expressions n'ont d'ailleurs aucun sens précis comme on l'a fait remarquer à différentes reprises, et STIEDA a beaucoup insisté pour montrer que le sens dans lequel se fait le mouvement d'une articulation n'a aucune valeur pour l'homologie de celle-ci, le coude et le genou étant parfaitement homologues, bien que l'un et l'autre soient de direction inverse. Et d'autre part l'on voit des muscles aussi nettement dorsaux que l'ilio-tibial des Oiseaux et leur biceps crural être l'un fléchisseur du fémur, l'autre extenseur, et un même muscle comme leur large fessier superficiel être l'un ou l'autre suivant que l'on en considère sa portion antérieure ou la postérieure. Pour comprendre les homologies des membres, il faut donc leur considérer deux parties : un cœur squelettique central, une enveloppe musculaire composée de deux parties l'une ventrale ou sous-squelettique, l'autre dorsale ou sus-squelettique.

Dans le changement de position des bourgeons des membres il ne faut pas voir une torsion sur lui-même ou une rotation de l'ensemble du bourgeon, mais un simple accroissement différentiel au cours duquel les faces et les bords du bourgeon et les parties molles sous-jacentes gardent à peu près leur situation primitive, tandis que, à l'intérieur du bourgeon, le cœur présquelettique subit un accroissement un peu particulier pour chaque membre, ce qui l'amène à prendre pour chacun d'eux une direction différente qui lui est d'ailleurs imposée par le fonctionnement futur, et qui s'accompagne des différences anatomiques qui ont frappé les observateurs et ont fait admettre les rotations ou les torsions.

Le fonctionnement des membres antérieur et postérieur exige l'inversion de leur segment proximal. Si ce dernier avait aux deux membres la même direction et par suite si l'angle stylo-zeugopodique avait le même sens, la marche ne pourrait s'effectuer que par sauts (voy. p. 522), parce que les deux membres devraient agir simultanément et de la même

façon, leurs muscles extenseurs et fléchisseurs étant placés du même côté dans les deux membres. Au contraire si le segment proximal a une direction inverse aux deux membres, ses muscles changent de fonction sur la face correspondante, les muscles antérieurs du bras étant fléchisseurs, ceux de la jambe extenseurs. Alors les membres peuvent travailler alternativement et lorsque l'humérus est au bout de sa course le fémur est prêt à commencer la sienne, ce qui assure la régularité de la progression. Au-delà du stylopode il n'est pas besoin d'inversion. Il faut au contraire l'uniformité de direction qui existe en réalité malgré la présence de l'angle pédieux à la jambe, et qui est affirmée par le fait que, à partir du proximum zeugopodique jusqu'à la dernière phalange, le mouvement principal se fait toujours dans un seul sens, le sens caudal, sous l'influence des fléchisseurs qui sont continus et sans inversion entre ces deux points (Lavocat, 1880).

Le cas des Mammifères non claviculés où le scapulum arrive presque à représenter fonctionnellement le fémur du membre postérieur et à former avec l'humérus un angle ouvert en arrière comme l'angle poplité, ne signifie rien contre la nécessité de l'inversion des deux premiers segments des membres, car ce n'est là qu'une adaptation imitative et point du tout une ressemblance morphologique, et si le scapulum se comporte au point de vue mécanique, dans la tige brisée à angles alternes qui forme le membre antérieur, comme le fémur dans celle du membre postérieur, il n'en reste pas moins un scapulum avec ses muscles propres, il rattache le membre à la colonne thoracique comme le bassin le fixe à la colonne sacrée, et, comme pour consacrer et bien affirmer la différence des membres liée à la polarisation du corps, la protraction du membre antérieur est obtenue dans ce cas, non par un muscle intrinsèque du membre, comme le droit antérieur à la cuisse, mais par un muscle extrinsèque le masto-huméral.

L'inversion des stylopodes a entraîné l'inversion des détails anatomiques de ces os qui a été la cause principale des théories de la torsion ou de la rotation. La face antérieure de l'humérus, devenue face de flexion, présente forcément les caractères de cette face, les lignes pour l'insertion des muscles vastes, les attaches des muscles fléchisseurs coraco-brachial et brachial antérieur, les condyles distaux tournés en avant, etc. Et comme les muscles prendront eux aussi des caractères particuliers en devenant fléchisseurs, qu'ils occuperont une place plus étendue, qu'ils seront accompagnés des principaux nerfs et des principaux vaisseaux, l'idée de leur homologie avec ceux de la face postérieure de la cuisse s'implantera de plus en plus dans les esprits. Mais si l'on réfléchit à tout ce qui vient d'être dit, il n'est pas difficile de voir où est l'erreur et d'accepter

les idées de STIEDA, et si à la suite des changements d'orientation des os dont il a été parlé la fonction d'un même muscle peut devenir opposée dans deux cas différents (biceps brachial et triceps crural par exemple) cela n'empêche pas de reconnaître assez aisément la véritable nature de ces muscles lorsqu'on a su se dégager de l'idée fonctionnelle pour ne voir que la notion morphologique, c'est-à-dire avant tout celle des rapports des parties vis-à-vis des grands axes du corps.

Il semble donc que la question de l'homologie des membres est maintenant résolue d'une manière satisfaisante, au moins dans ses grandes lignes et pour ce qui regarde les généralités, s'il reste encore beaucoup de cas particuliers à examiner et à expliquer individuellement. Mais, quelque satisfaisante que paraisse cette solution, il faut encore avant de passer à d'autres questions, examiner le point de vue des antitropistes.

d. *Théories antitropistes*. On a vu que VICQ D'AZYR est le premier des antitropistes. Il a été suivi par beaucoup d'autres qui admettent tous les rapports suivants : cubitus = tibia, radius = péroné, olécrane = rotule. Pour les rayons terminaux, il y a des divergences assez marquées entre les auteurs. FOLTZ regarde le pouce comme binaire et homologue aux deux derniers orteils. EISLER le compare au contraire au 3e orteil, et regarde le gros orteil comme homologue au 3e doigt de la main. Mais ces différences de vues importent peu étant donnée la répugnance souvent manifestée par divers anatomistes pour les idées antitropistes, et nous pouvons les négliger ici.

STIEDA trouvait l'idée antitropiste trop peu d'accord avec les faits pour que l'on eût à s'y conformer. Elle a cependant rencontré depuis un nouveau défenseur dans GEDDES. Si l'on se rappelle les données de cet auteur on comprend que les ébauches des membres étant formées aux extrémités opposées de l'aire centrale viscérale insegmentée, là où cette aire est en contact avec celles des projections céphalique et caudale, chaque membre possède un bord dérivé de la région viscérale centrale et tourné vers l'ombilic (*bord paromphalique*) et un autre issu de la région viscérale projetée au-delà de la centrale, bord opposé naturellement à l'ombilic (*bord apomphalique*). En d'autres termes l'un est l'image en miroir de l'autre, leur situation est antitropique. Pour appuyer cette idée GEDDES invoque divers auteurs ayant soutenu la comparaison antitropique des membres, tels que HUMPRHY qui donnait un tableau complet des membres construit d'après cette conception, et récemment PARSONS (1908) qui a publié un schéma très suggestif de la symétrie en miroir des muscles des membres reproduit dans la fig. 229.

La conception d'HUXLEY rattachant les membres à un système

céphalisé et attribuant à chacun d'eux un bord préaxial et un bord post-axial rigoureusement homologues semble, dit GEDDES, avoir tué l'idée de l'antitropisme, mais il n'en est rien, parce que les membres ne sont point des processus définis des segments axiaux, et ne sont point segmentaires dès leur racine. S'ils l'étaient, il est bien évident que, comme le disait SABATIER (1880), quiconque n'accepte pas la correspondance du bord préaxial du bras avec celui de la jambe homologue le crâne au coccyx. Mais avec la constitution des membres telle qu'elle est exposée par l'auteur, l'antitropisme devient parfaitement possible, et il est démontré pour GEDDES, non pas tant par le squelette ni par les muscles que par les nerfs. HERRINGHAM a montré, en effet, que, de deux muscles du membre antérieur, le plus superficiel tend à être innervé par le plus élevé, le plus profond par le plus bas des nerfs. SHERRINGTON a fait voir que cette loi ne se vérifie pas à la jambe, où le feuillet musculaire profond est innervé par des racines antérieures à celles du superficiel. La contradiction disparaît si l'on abandonne le principe de la céphalisation primitive des membres et la loi d'HERRINGHAM-SHERRINGTON peut s'exprimer ainsi : de deux muscles des membres celui qui est le plus superficiel est d'habitude innervé par un nerf d'origine apomphalique,

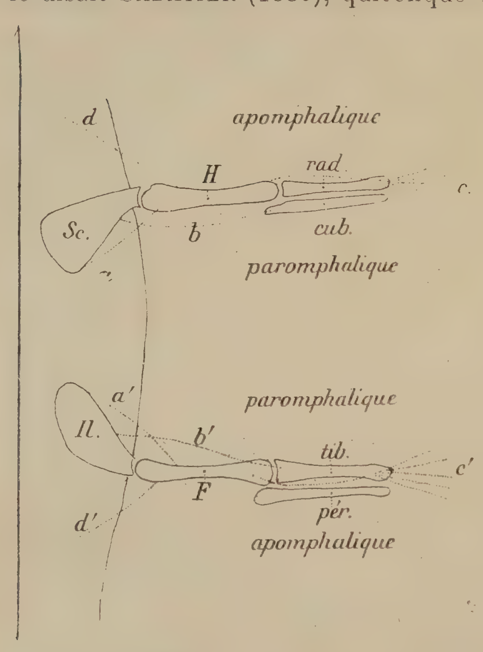


FIG. 229. — *Schéma pour la comparaison du membre antérieur avec le membre postérieur*, d'après PARSONS et GEDDES.

a, grand rond et sous-scapulaire ; — *a'*, ilio psoas ; — *b*, triceps (long chef) ; — *b'*, droit antérieur du fémur ; — *c*, extenseurs du poignet et de la main ; — *c'*, extenseurs du cou-de-pied et du pied ; — *d*, trapézo-deltoïde ; — *d'*, grand fessier.

D'autre part on voit que le gros orteil a subi dans son développement un changement secondaire. Dans l'image en miroir le pouce correspond au petit orteil, tandis que fonctionnellement il répond au gros orteil. Ceci est dû à une transformation tardive. La peau du gros orteil est innervée par un nerf paromphalique contrairement à celui qui innerve le petit orteil, mais le nerf de sa musculature dérive, en partie au moins, du nerf du petit orteil. Donc secondairement, après l'établissement de

la céphalisation du corps, quand les membres sont appelés à fonctionner comme parties d'un animal à tête et à queue, le gros orteil se rapproche du pouce en prenant à l'homologue de ce dernier, le petit orteil, une partie de son innervation et de sa musculature pour s'équiper en vue de sa nouvelle position (origine apomphalique, péronéale, du long fléchisseur du gros orteil).

Les vues de GEDDES ne sont pas, pour ce qui touche l'antitropisme des membres, à l'abri de toute critique. On n'a pas le droit d'imaginer que chaque bord du blastème mésenchymateux des membres ait une prédétermination telle qu'il doive donner des parties nécessairement disposées en miroir par rapport à celles qui sont issues du bord correspondant de l'autre membre, et l'indépendance du présquelette dans le bourgeon des membres vis-à-vis des parties molles, montre bien qu'une telle prédétermination n'existe pas. Il est donc bien probable que les apparences favorables à l'antitropisme, tirées des muscles et des nerfs, n'ont pas une valeur plus décisive que celles tirées du squelette et qui s'expliquent aisément, comme on l'a vu, par la fonction.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS. — L'étude des théories précédentes montre à merveille la nature des difficultés qui se présentent au morphologiste dans la comparaison des parties. L'homologie générale des membres ne peut faire de doute pour personne et leurs segments comparables se reconnaissent à la plus simple inspection. Mais si l'on entre dans les détails, des difficultés surgissent de toutes parts : la face antérieure de l'humérus paraît homologue à la face postérieure du fémur et d'ailleurs les muscles qui répondent à chacune de ces faces se correspondent aussi assez aisément. Pour expliquer cette disposition VICQ D'AZYR imagine sa théorie du renversement qui donne satisfaction pour ce qui regarde le premier segment et ses muscles, mais qui conduit à la comparaison choquante du pouce et du petit orteil si opposés dans leur fonction. CRUVEILHIER, pour y parer met l'avant-bras en pronation, mais alors il est obligé de considérer chacun des os de ce dernier comme issu de deux sources, sa moitié proximale répondant à un des os de la jambe, la distale à un autre os. FLOURENS n'accepte pas le renversement et compare les deux membres d'un même côté, l'avant-bras en pronation. Dans ce cas les homologies du squelette répondent bien à ce que suggère le rôle des parties, le radius répond au tibia et le pouce au gros orteil, mais la difficulté résultant de l'opposition des faces correspondantes des stylopodes et de leurs muscles persiste. CH. MARTINS imagine alors sa théorie de la torsion qui semble à première vue résoudre toutes les difficultés. Mais cette conception toute théorique, puisque la torsion n'est point suivie dans sa

formation, et même qu'elle est simplement virtuelle pour Ch. Martins, se heurte à d'autres difficultés, et notamment elle doit être complétée par des remaniements apportés dans le proximum de l'avant-bras pour pouvoir comparer ses os à ceux de la jambe. La théorie de la rotation n'aboutit pas à des résultats plus satisfaisants.

Mais instruits par les discussions résumées plus haut et par les recherches embryologiques des trente dernières années, fixés par les données de Geddes sur la première origine des membres, nous pouvons facilement nous représenter les choses d'une manière plus satisfaisante.

Les membres dérivent d'ébauches spéciales, au nombre de quatre, placées de chaque côté du corps aux extrémités de la cavité du tronc, entre ce dernier et les processus céphalique et caudal. Leur ébauche squelettique est formée d'une masse de précartilage présentant grossièrement la forme du squelette futur, ou plus exactement de la place que ce dernier occupera dans le membre, car le précartilage est partout continu, sans cavités articulaires, sans division en pièces séparées, et son contour, assez incertain, ne présente point les détails qu'il offrira chez l'adulte. Cette ébauche se compose d'une partie somatique représentant la ceinture avec ses trois portions principales et d'une partie appendiculaire comprenant le stylopode, le zeugopode et l'autopode. Ainsi constitué, le présquelette placé au sein du bourgeon du membre va subir les changements de forme nécessaires à sa fonction, sans que les parties molles, au sein desquelles il est plongé, soient aucunement forcées de suivre les déplacements des faces ou des bords de ses divers segments.

La plicature des segments du membre chiridien suivant des angles déterminés, est une condition essentielle de son fonctionnement. Il faut de plus, pour la régularité de la marche, que le premier segment ait une disposition alterne au membre antérieur et au membre postérieur, mais celle-ci s'obtient, non pas par une torsion ou une rotation de ce segment, elle résulte simplement de ce que le stylopode, par suite de la marche de son accroissement, prend une direction inverse dans chaque membre. De cette manière sa face antérieure et sa face postérieure gardent exactement la même position par rapport à l'ensemble, elles restent donc homologues au sens géométrique du mot, mais elles se trouvent mises en rapport avec des groupes de muscles qui ont une fonction opposée et qui leur impriment, par les insertions et par les empreintes qu'ils leur imposent, des caractères propres qui amènent les faces opposées des os à présenter des analogies frappantes, prises à tort pour des homologies. Que cela se soit fait sans torsion ni

rotation, c'est ce que prouve le comportement des zeugopodes. Si le stylopode s'était tordu sur lui-même ou s'il avait simplement suivi la rotation que suppose la théorie, la pièce préaxiale du zeugopode serait toujours portée en dedans, à la jambe, en dehors au bras. Or, la manière dont elle se comporte vis-à-vis de ce dernier est beaucoup moins simple puisque le proximum du radius est en dehors (Homme), en avant (Ruminants), en dedans (Monotrèmes). En réalité les stylopodes antérieur et postérieur étant de direction inverse, le zeugopode qui les continue s'arrange *dans chaque membre* pour que le pilier principal de ce segment soit placé en dedans. Au membre antérieur les déplacements des deux os du zeugopode sont les plus considérables et comportent les degrés extrêmes qui viennent d'être indiqués. Au membre postérieur ils sont infiniment moins marqués, mais ils n'en existent pas moins, et ce n'est que schématiquement que l'on peut supposer la situation définitive du zeugopode au genou, comme le résultat pur et simple de son transfert passif suivant la rotation du fémur.

Les différences considérables que montrent dans leur volume ou dans leurs connexions avec le stylopode les os correspondants du zeugopode, suivant qu'ils appartiennent au coude ou au genou, sont en rapport avec leur fonction. Elles tiennent à ce que, lors de la chondrinisation, le cartilage de la diaphyse de tel ou tel rayon du zeugopode, du radius ou du tibia par exemple, en s'accroissant vers son extrémité proximale, envahit une étendue plus ou moins considérable de la masse précartilagineuse commune jusqu'alors aux deux rayons, et arrive à exclure ainsi son voisin de la participation à l'articulation avec le stylopode, comme le fait chez les Mammifères le plateau tibial. Cet achèvement tardif de la pièce squelettique explique la nécessité des traits de scie de Ch. Martins, obligé de détacher une partie du cubitus pour l'ajouter au radius et le rendre plus semblable au tibia. Il fait comprendre aussi comment les pièces squelettiques considérées comme homologues ne le sont jamais d'une manière complète dans les deux membres complémentaires d'un même animal, ni même dans le membre correspondant d'animaux divers, parce que chaque pièce prend dans le blastème commun ce qui lui est nécessaire pour sa fonction, ou si l'on préfère ce qui lui est attribué par les conditions générales et particulières de l'individu à qui elle appartient.

Ceci montre combien est difficile à établir l'individualité d'une pièce squelettique. Owen distinguait les os composés en *homologiques* et en *téléologiques*. Les premiers résultaient de la fusion de pièces typiquement indépendantes, comme par exemple les éléments de la vertèbre. Les seconds provenaient de la fusion de points d'ossification qui facili-

taient les progrès de l'ossification et avaient pour but le bien-être de l'animal dans sa croissance. Ainsi les noyaux épiphysaires des jeunes Mammifères s'expliquaient pour lui par la nécessité du cartilage de conjugaison interposé entre les centres d'ossification pour amortir les chocs dus aux sauts et protéger ainsi les centres nerveux délicats, et il croyait trouver dans la marche lente des Reptiles la raison de l'absence des noyaux épiphysaires. La raison d'être de ces noyaux est évidemment à chercher dans les conditions de l'ossification et de l'accroissement des pièces squelettiques, comme nous l'avons montré plus haut page 475. Cette raison est aussi valable pour les vertèbres que pour les os longs, et par conséquent l'idée d'Owen qu'il existe des pièces squelettiques ayant une individualité propre parfaitement déterminée, n'est pas démontrée par la seule présence de points d'ossification spéciaux.

L'étude des membres et des ceintures montre que la consitution des pièces qui les composent est sujette à des variations étendues dès que l'on passe d'un type à un autre, et que par conséquent le passage d'une forme dans une autre est beaucoup moins probable et moins facile qu'il ne semble à première vue. L'examen du proximum zeugopodique au genou fait voir combien tibia et péroné ont une importance et une étendue variables dans les différentes formes ; il en est de même pour les pièces de la ceinture, comme le montrent la non homologie des symphyses pubiennes chez les Urodèles, les Sauriens, les Crocodiliens, les Mammifères. Enfin il ya des cas où malgré beaucoup d'apparences en faveur de l'homologie de certaines pièces, un examen attentif montre que cette homologie n'existe pas. Tel est le cas de la ceinture scapulaire des Monotrèmes dont les prétendus coracoïde et épicoracoïde ne sont point en rapport avec le cœlome et avec le péricarde, mais sont situés en avant de lui et dont l'épisternum et la clavicule ne servent point d'attache aux sterno-hyoïdiens, qui s'insèrent bien en arrière d'eux, au manubrium sterni et au pourtour de l'orifice antérieur du thorax, suivant la règle, de manière que ni l'épisternum ni la clavicule ne répondent à ceux des Reptiles.

Chaque pièce de l'organisme d'un Vertébré est homologue d'une manière générale à une pièce correspondante des autres animaux de ce groupe, parce que ceux-ci sont construits d'après des lois rigoureuses, qui exigent la présence des mêmes organes dans les points correspondants, de même que dans les figures géométriques semblables, on trouve des parties rigoureusement comparables entr'elles. Mais justement parce que les Vertébrés sont des animaux extrêmement compliqués et différents dans leur forme, leur allure et dans le détail de leurs

fonctions, leur squelette et leur appareil locomoteur comportent, à côté d'une homologie générale de leurs pièces essentielles, des dispositions spéciales qui créent des difficultés considérables, compliquées par les analogies trompeuses, résultat de l'adaptation des parties à leurs fonctions (pseudo-homologie des faces opposées du fémur et de l'humérus).

Toute comparaison poussée à ses moindres détails entre des organes achevés d'espèces non voisines est intenable. Seuls leurs états embryonnaires permettent de trouver à ces organes une forme primitive commune. Mais leur développement au-delà de cette dernière conduit pour ainsi dire dans chaque cas à des dispositions particulières dont les éléments diffèrent chacun un peu, de sorte qu'il n'est pas possible de les comparer exactement. L'homologie complète par correspondance absolue de situation, de connexions et de rapports ne peut se rencontrer que chez des êtres très voisins. Ceci nous ramène avec Osc. Hertwig (1906, p. 181), aux idées de Von Baer, de Joh. Muller, Alex. Braun, etc., qui voient dans les homologies seulement l'expression des lois de l'organisation des êtres qui les présentent, sans faire intervenir l'idée d'une dérivation généalogique des organes homologues. Ceux-ci comportent en effet dans chaque forme animale toute une série d'orientations, de déplacements, de rapprochements ou d'écarts, de changements de volume ou de forme qui ne sont qu'à elle et sont en rapport avec l'ensemble de la forme considérée.

Pour mieux illustrer la conception ci-dessus des membres, il faut développer dans un chapitre d'ensemble les conditions de leur fonctionnement, telles qu'elles résultent des recherches exposées dans la première partie de ce livre et des considérations théoriques qui commencent la seconde.

BIBLIOGRAPHIE

Vicq d'Azyr. — Œuvres de Vicq d'Azyr publiées par J.-L. Moreau (de la Sarthe), t. IV. An. XIII, 1805.

Flourens. — *Nouvelles observations sur le parallèle des extrémités dans l'Homme et les Quadrupèdes.* Ann. des Sc. Nat. 2e sér., t. X. Paris, 1836.

Cruveilhier (J.). — *Traité d'Anatomie descriptive*, 2e édit., t. I, Paris, 1843.

Owen (R.). — *Principes d'Ostéologie comparée, ou recherches sur l'Archétype.* Paris, 1855.

Gervais (P.). — *Théorie du squelette humain.* Thèse de Montpellier, juillet 1856.

Martins (Ch.). — *Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques... déduite de la torsion de l'humérus.* Ann. Sc. Nat. Zool. 4e série, t. VIII, 1857.

Von Baer (E.-.C). — *Biographie de Cuvier* publiée par Stieda et traduite par L. Vaillant. Ann. Sc. Nat. Zool. 9e sér., t. VI, 1907.

Foltz (L.). — *Homologie des membres pelviens et thoraciques de l'homme.* (Journ. de la physiol. de l'homme et des animaux, publié par Brown-Séquard), t. IV, Paris, 1863.

Gegenbaur (C.). — *Uber die Drehung des Humerus*. Ienaische Zeitschr. für Medizin und Natuwissenschaft. Bd. IV, Leipzig, 1868.

Martins (Ch.). — *Comparaison des Membres*. Diction. encyclopédique des Sciences médicales, 2e série, t. VI, 1873,

Campana. — *Art. membres, développement* (Dictionn. encyclopédique des sciences méd. Paris, 2e sér. t. VI 1873.

Albrecht (P.). — *Beiträge zur Torsionstheorie des Humerus und zur morphologischen Stellung der Patella in der Reihe der Wirbeltiere*. Med. Doctordiss. Kiel, 1876.

Gegenbaur (G.). — *Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbeltiere*. Morphol. Jahrb. Bd. II, 1876.

Thacher (J.-K.). —*Median and Paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs*. Transact. of the Conecticut. Acad., vol. III, 1878.

Julien (Al.). — *Communication sur l'homologie des membres thoraciques et abdominaux*. Congr. intern. des Sciences anthrop., 1878.

Mivart (St. G.). — *Notes on the fins of Elasmobranches*, etc. Transact. of the St Zool. Soc. London, vol. X, 1879.

Sabatier (A.). — *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs*, etc. Mémoire Acad. Sciences, Montpellier, 1880.

Balfour (F.-M.). — *On the Development of the Skeleton of the paired fins of Elasmobranchs*, etc. Proceed. of the Zool. Soc. of London, 1881.

Broca (P.). — *La torsion de l'humérus et le tropomètre*, Revue d'Anthrop., 1881.

Dohrn (Ant.). — *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkorpers*, etc. Mitteil. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. V, 1886.

Eisler (E.-P.). — *Die Homologie der Extremitäten*. Morphologische Studien, Halle, 1895.

Stieda. — *Ueber die Homologie der Brust und Becken Gliedmassen*, ... Anat. Hefte. Bd. VIII, 1897.

Le Damany (P.). — *Les torsions osseuses, leur rôle dans la formation des membres*. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1903.

Hertwig. (Osc.) *Ueber die Stellung d. vergleich Entwickel. und vergl. Anat.* Handb, d. vergl. und experim. Entwickel. d. Wirbeltiere Bd. III Th. 3. 1906.

Rabl (C.). — *Bausteine zu einer Theorie der Exträmitäten der Wirbeltiere*. Leipzig, 1910.

Geddes (A.-C.). — *The Origin of the Vertebrate Limb*. Journ. of Anat., vol. 46, 1912.

Gregory (W.-K.). — *Present status of the problems of the origin of the Tetrapoda, with special reference to the skull and paired limbs*. Annals of the New-York. Acad. of Sciences, vol. XXVI, 1915.

Frassetto (F.). — *Lo scheletro degli arti nell' Uomo e nei vertebrati*, Filogenesi ed ontogenesi. Bologna, 1915.

CHAPITRE II

CONDITIONS GÉNÉRALES DE STRUCTURE ET DE FONCTIONNEMENT DES MEMBRES ET DE LEURS CEINTURES

On a vu dans la première partie bien des exemples de structure et de fonctionnement des membres. Il est bon après ces détails, et après les considérations générales qui viennent d'être développées, de jeter un coup d'œil d'ensemble sur les conditions qui président à la structure et au fonctionnement des membres et de leurs ceintures. On pourra du même coup envisager certaines données générales qui ne pouvaient être étudiées à propos des cas spéciaux présentés dans la première partie, et qui se comprennent beaucoup mieux après les théories développées dans le chapitre précédent.

1° **Membres.**

L'observation a montré que les membres pairs, instruments principaux sinon exclusifs de la locomotion chez les Tétrapodes, ne sont jamais au nombre de plus de deux paires. C'est là une condition qui intervient puissamment dans leur morphologie, en contraignant chaque paire à être complémentaire de l'autre, et par suite à revêtir une forme un peu particulière, bien qu'établie sur un modèle commun pour les deux membres. Cela est vrai même lorsque les deux paires de membres sont entièrement dissociées dans leur fonction, comme les ailes et les pattes des Oiseaux, car ces dernières, assumant dans ce cas à elles seules toute la charge de fournir le soutien du corps en dehors du vol, doivent prendre en même temps que leur ceinture, un développement et des dispositions spéciales en rapport avec cet accroissement de fonction.

A côté de cette limitation de leur nombre, interviennent pour les membres leur nature non segmentaire et leur localisation en des points parfaitement déterminés du corps, aux deux extrémités de la cavité du tronc. Cette localisation entraîne des arrangements particuliers du tronc et de son squelette suivant l'équilibration du corps dans le milieu où il est placé, comme on le voit à merveille chez les Oiseaux, où le tronc, en tant que cage viscérale et surtout en tant qu'appui pour la locomotion, subit des modifications si marquées (soudure de la colonne dorsale,

extension du bassin, extension longitudinale et expansion latérale du sternum).

Au point de vue de leur fonction mécanique les membres des Vertébrés se présentent sous deux formes principales suivant le milieu dans lequel ils agissent et la nature du point d'appui qui leur est offert. Ces deux formes sont celles de nageoire, et de membre angulairement articulé. Nous ne disons pas de ptérygium (nageoires ichtyennes en général) et de chiridium (membre articulé pourvu d'un autopode en forme de main), car ces deux types morphologiques distincts, si nettement séparés l'un de l'autre par leur constitution, peuvent offrir chacun des modèles de l'un et de l'autre de ces types d'organes locomoteurs : le ptérygium donnant un membre articulé chez certains Poissons (Baudroie, etc.), le chiridium une nageoire chez les Reptiles marins du Mésozoïque, et chez les Cétacés. Cette double potentialité est déjà une preuve que ces deux types de membres ne dérivent pas l'un de l'autre, puisque chacun d'eux peut réaliser, sans changer de nature, les dispositions exigées par les fonctions nouvelles qu'il est appelé à remplir. Elle montre en même temps que les deux modes de fonctionnement auxquels ils sont adaptés ont une importance capitale et sont à la base de la locomotion des Vertébrés. Il faut donc voir en quoi ils consistent et à quelles conditions étroites ils répondent.

a. *Nageoires.* — Les nageoires sont des membres en forme de lames continues, planes ou légèrement courbes, au moins dans l'action (Amans), souples, de dessins très variés, attachées au tronc par une articulation mobile, la seule qui dans toute leur étendue soit susceptible de mouvements un peu étendus. En effet, le squelette des nageoires, très différent d'ailleurs dans ses détails suivant qu'il appartient au type du ptérygium ou à celui du chiridium, est toujours formé de pièces articulées entre elles par synarthrose, et qui ne peuvent subir les unes par rapport aux autres que des déplacements très limités. La plus grande souplesse de l'extrémité ou de certains bords des nageoires leur est donnée soit par la présence de longs rayons osseux, pluriarticulés (métacarpiens et phalanges multiples des Tétrapodes aquatiques), soit par l'existence au-delà du squelette fondamental de la nageoire de rayons très fins et très flexibles (Poissons).

Les nageoires ne peuvent servir que dans un milieu tel que l'eau et ne peuvent prendre appui que sur celle-ci, ou, lorsqu'elles s'appuient sur le fond, comme les rayons digitaux des Trigles, etc., elles n'exercent qu'une force très minime, le poids du corps étant très peu différent de celui de l'eau qu'il déplace. En un mot les nageoires paires sont des instruments

de locomotion qui déploient une force peu considérable et jamais appliquée contre un corps solide. Leur rôle dans la locomotion aquatique est beaucoup moins important au point de vue quantitatif que celui de la queue ; mais au point de vue qualitatif il est considérable, bien qu'elles n'agissent jamais, contrairement à la croyance vulgaire, comme deux paires de rames battant de concert. Elles servent principalement à arrêter le corps dans la filée, en s'écartant brusquement, ou bien à produire de petits mouvements de déplacement dans divers sens ; ce sont des moteurs accessoires, des équilibrateurs, des vireurs, en un mot des instruments manœuvriers qui perfectionnent considérablement la mobilité des individus auxquelles elles appartiennent. La multiplicité de leur forme chez les Poissons est en rapport avec les formes infiniment variées de ces êtres et avec leur comportement. Comme les membres chiridiens, les nageoires paires des Poissons ne sont point absolument semblables à la ceinture pectorale et à la pelvienne, mais inégales et surtout inégalement orientées. La pectorale, plus mobile, a une tendance à se disposer obliquement de haut en bas ou dans un plan presque transversal, d'où son rôle de moteur ou d'instrument d'arrêt ; l'abdominale, plus fixe et incapable d'aussi grands mouvements, reste plus exactement dans un plan horizontal ou très peu oblique par rapport à l'horizon. C'est une quille latérale de roulis, un équilibrateur, sauf chez certains Poissons osseux, où, se rapprochant des pectorales elle devient plus mobile, sans atteindre cependant à la mobilité de ces dernières. Ainsi se trouve réalisée, au moins jusqu'à un certain point, même chez les Poissons, l'inégalité des deux membres pairs et leur disposition complémentaire.

b. *Membres angulairement articulés.*—Les membres angulairement articulés sont indispensables aux animaux bien plus lourds que le milieu dans lequel ils se meuvent, et qui doivent se soulever dans ce milieu en prenant appui sur une surface solide résistante. A cause de cela ils deviennent les principaux instruments de la locomotion chez les animaux terrestres.

Il est facile de comprendre à quelle nécessité répond leur disposition en segments angulairement articulés. On a supposé, pour expliquer leur genèse, que certains Poissons qui ont l'habitude de s'appuyer sur le fond par l'extrémité de leurs pectorales abaissées verticalement, auraient pu voir se développer à un moment donné une articulation transversale mobile au milieu de ces nageoires. Cette supposition est invraisemblable, car cette articulation n'aurait servi à rien chez des animaux où le principal appareil moteur est la queue et où le poids du corps est toujours peu différent de celui du milieu dans lequel ils vivent.

Prenons en effet l'exemple de *Polypterus* dont la larve s'appuie sur le fond par ses deux extrémités antérieures. Si la nageoire pectorale se ployait angulairement, elle pourrait sans doute servir par une détente brusque de son angle à projeter l'animal en hauteur et un peu en avant, mais en même temps elle aurait perdu une partie de sa flexibilité. Son angle ouvert en avant ne pourrait qu'apporter une gêne à la locomotion par la queue, qui reste toujours la principale tant que l'être garde la forme d'un Poisson. En effet s'il restait ouvert cet angle gênerait la progression par sa forme même ; s'il se fermait, il emploierait pour cela une force bien inutilement dépensée relativement au gain qu'il aurait donné, et ses rayons terminaux dirigés en avant, par

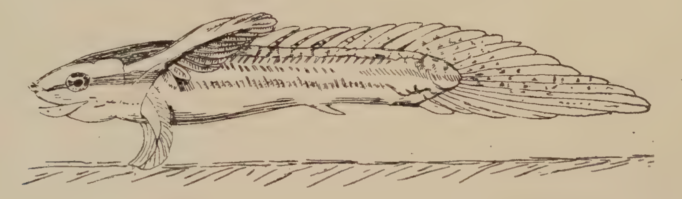


FIG. 230. — Polypterus senegalus. *Larve grossie 4 fois dans sa station habituelle sur le fond*, d'après BUDGETT.

l'angulation elle-même, s'opposeraient au glissement dans l'eau sous l'impulsion de la queue. De fait on voit toujours les bords libres des nageoires tournés, ou faciles à tourner du côté de la queue pour s'appliquer contre le corps dans la progression en avant. Si maintenant on supposait l'angle de la pectorale ouvert en arrière on n'aurait pas pour cela enlevé toute difficulté car on comprendrait très mal comment une nageoire ainsi faite pourrait par écartement brusque arrêter la progression en avant, ce qui est une de ses principales fonctions.

Ainsi l'acquisition de segments angulairement articulés n'aurait servi de rien à un Poisson vivant de la vie ordinaire de ces êtres. Il est cependant certains cas où cela se produit. Ainsi la Baudroie qui a une tête démesurée par rapport au reste de son corps et qui vit appuyée sur le fond, à demi enfoncée dans la vase, a des nageoires à segments angulaires. Les membres antérieurs sont attachées à l'arc pectoral par une assez longue tige osseuse, articulée elle-même avec cet arc et formée de deux os appelés radius et cubitus, mais qui répondent vraisemblablement à des pièces carpiennes. Le corps de la nageoire est placé angulairement sur cette tige, faisant avec elle un angle ouvert en avant, et, par des changements dans l'ouverture de cet angle, il soulève l'animal et détermine sa progression. C'est un exemple saisissant de la manière

dont la nature peut plier à une fonction nouvelle un instrument qui n'est pas primitivement destiné à la remplir. Il montre en même temps comment la production de segments angulairement articulés est une nécessité mécanique qui s'impose dès que le poids à soulever et la nature de l'appui sont différents de ce qu'ils sont dans les autres animaux aquatiques.

La disposition angulaire des segments des membres s'observe à la fois dans les membres horizontaux (rampants), transversaux (semi-rampants) et verticaux ou dressés.

Dans les premiers qui agissent bien plus comme des appendices latéraux propulseurs que comme porteurs, à quoi peut répondre la présence de cette articulation ? A la nécessité de raccourcir le bras de levier compris entre les deux points d'appui : le sol d'une part, l'articulation zonale de l'autre (voy. p. 524) et en même temps à celle d'interposer entre ces deux points d'appui un angle qui pourra absorber une partie du déplacement qui, sans sa présence, se serait forcément fait sentir jusque sur la colonne vertébrale et aurait produit des mouvements inutiles du tronc. Cette disposition favorise évidemment le jeu du membre au même titre que sa segmentation qui permet une division du travail entre ses parties. Dans le membre antérieur des Lézards, par exemple, le stylopode fait un déplacement beaucoup moins marqué que le reste du bras, et dans la course les mouvements se passent principalement dans l'articulation du coude qui, par la fermeture et l'ouverture successives et rapides de l'angle cubital, permet le déplacement de la main et la traction du corps par elle.

D'autre part la présence d'un membre articulé permet de ramener celui-ci contre le corps, de manière à le protéger, à le mettre à l'abri des attaques dont il pourrait être l'objet, et aussi des obstacles qu'il rencontrerait en dehors de son emploi. Que deviendrait une aile qui ne pourrait se reployer pendant le repos ? Que serait pour un Mammifère dressé un membre vertical incapable de se plier pour éviter les inégalités du sol ? Mais pour les membres articulés, plus encore que pour les nageoires, s'impose une orientation particulière de chaque paire qui devient rigoureusement complémentaire de l'autre. On peut trouver des cas ou les deux paires de nageoires ont à peu près la même orientation, sinon le même jeu ; il est impossible de trouver des membres rampants ou dressés ayant leurs stylopodes tournés dans le même sens. L'inversion des stylopodes s'impose.

Supposons en effet les membres articulés les plus simples, avec un seul angle, l'angle stylo-zeugopodique et étudions leur action. Leurs extrémités périphériques (autopodes) élargies pour donner un appui meilleur,

font un léger angle avec le zeugopode qu'elles prolongent. Cet angle, formé à un niveau quelconque de l'autopode suivant que l'on a affaire à un plantigrade ou à un digitigrade, est lui-même un perfectionnement, parce que la brisure qu'il fait dans la tige du membre amortit le choc reçu par l'extrémité de ce dernier au contact du sol, mais il ne change rien d'autre part à la mécanique du membre ; on peut donc le négliger pour le moment. Ces membres ont leurs segments correspondants tournés dans le même sens et leurs angles stylo-zeugopodiques tous deux ouverts en avant, ils sont isotropes et isomorphes. A cause de la céphalisation du corps ils doivent tous deux être propulseurs, c'est-à-dire qu'en ouvrant leur angle ils feront avancer le corps. Mais ce mouvement doit s'effectuer dans les deux paires à la fois car, s'ils fonctionnaient alternativement, le postérieur demeuré inerte et touchant le sol devrait, ou bien laisser s'ouvrir passivement son angle stylo-zeugopodique, — ce qui consommerait, sans profit pour la progression, une partie de la force déployée par le membre antérieur, — ou bien se soulever et fermer son angle pour reprendre ensuite à son tour son ouverture. Mais ce serait encore une force perdue. En outre comme l'on peut faire pour le membre antérieur la même remarque que pour le postérieur, lorsque celui-ci agirait à son tour, il est clair que les membres isotrôpes ne peuvent s'employer l'un après l'autre, comme dans la marche ordinaire, mais qu'ils doivent agir synergiquement, donnant un effort puissant, très efficace, mais qui ne produirait que des bonds. Sans doute ces bonds pourraient être plus ou moins forts et par conséquent permettre une sorte de marche, mais ceci est probablement mauvais, car on ne voit pas d'exemples d'animaux à membres ainsi disposés, ou ceux qui ont été figurés ainsi, par inadvertance, choquent les moins avertis des observateurs.

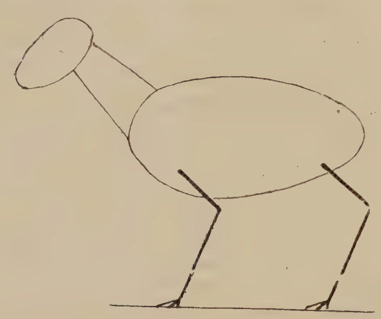


Fig. 231. — *Membres dressés à angles stylo-zeugopodiques dirigés dans le même sens (m. isotropes)*. Schéma.

Au contraire, dans les membres inverses le membre postérieur commence sa course quand l'antérieur a fini la sienne, les membres sont complémentaires l'un de l'autre et le maximum d'effet utile est obtenu. Mais cette inversion même a produit au membre postérieur un nouvel angle, l'angle pédieux qui s'ajoute forcément à l'angle poplité. En effet ce dernier étant devenu postérieur, d'antérieur qu'il était dans les membres isotropes, le socle pédieux doit se plier en un angle ouvert en avant,

sous peine que l'extrémité de l'autopode n'appuie sur le sol que par son extrême pointe, et l'angle pédieux — qui au membre antérieur pouvait être à peine marqué, parce que l'autopode prolongeait insensiblement le zeugopode tout en contractant néanmoins un large contact avec le sol —, prend ici une valeur toute différente parce qu'il se place toujours entre le zeugopode et le tarse, ou, chez les Sauropsidés, dans l'articulation intertarsienne. En avant de l'angle pédieux se forme un nouvel angle, analogue à celui de la main et placé au niveau des métatarsiens ou de la dernière phalange. Cet angle est bien différent de l'angle pédieux nouvellement formé qui est un élément de premier ordre dans la locomotion à cause de la fonction, complémentaire de celle de l'angle poplité, qui lui incombe.

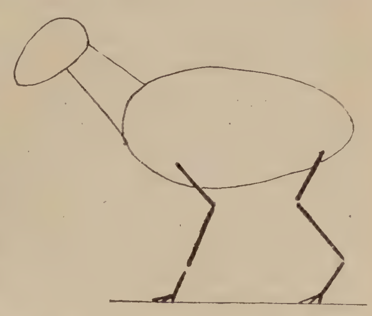


Fig. 232. — *Membres dressés à angles stylo-zeugopodiques inversés (m. anisotropes).* Schéma.

L'inversion des stylopodes existe aussi bien chez les rampants que chez les dressés et les fig. 233 et 234 montrent sa nécessité. Elle est toutefois moins frappante à cause de l'étendue de la course que peut accomplir le fémur et qui permet à ce dernier d'être parfois dirigé en arrière comme l'humérus, mais elle existe toujours comme le prouve l'inversion de l'angle poplité qui est toujours ouvert en arrière quelle que soit la position du distum fémoral en avant ou en arrière de l'articulation de la hanche.

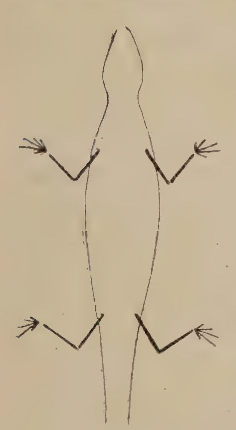


Fig. 233. — *Membres horizontaux à angles stylo-zeugopodiques dirigés dans le même sens (m. isotropes).* Schéma.



Fig. 234. — *Membres horizontaux à angles stylo-zeugopodiques inversés (m. anisotropes).* Schéma.

Chez les animaux semi-rampants, il semble à première vue que l'inversion des stylopodes n'existe pas, mais il faut prendre garde que cela n'empêcherait pas leur action alternative, parce que les deux membres étant dans deux plans transversaux et le stylopode pouvant décrire un demi-cercle autour de son articulation, les muscles de la racine du membre répartis également de part et d'autre de celle-ci ne sont point aussi nettement divisés que dans le cas précédent en antérieurs et posté-

rieurs puisque leur rôle varie suivant le point de la course du fémur. Les muscles antérieurs du membre postérieur pourraient donc commencer leur action au moment même où les postérieurs du bras termineraient la leur, mais il y aurait encore le trainage du membre immobile. Aussi dans la nature le membre semi-rampant n'est-il jamais rigoureusement transversal et il emprunte quelques traits aux autres membres, soit dans la direction de son autopode, qui au lieu de rester transversal devient antéro-postérieur, soit dans son zeugopode, qui est en pronation complète (Monotrèmes), soit même dans son stylopode qui devient légèrement oblique. Ces remarques montrent que dans tous les cas où existent des membres à segments angulairement articulés, le membre antérieur et le postérieur sont complémentaires l'un de l'autre. Cette règle anatomique n'est pas violée, même là où ces deux membres agissent isolément, comme par exemple chez les Bipèdes (voir plus loin).

Chez les animaux dressés les angles formés par les segments des membres prennent une importance beaucoup plus grande que chez les rampants et une valeur moyenne constante pour chaque espèce. Ils sont maintenus ouverts par l'action de muscles qui en font de véritables angles à ressort, susceptibles de subir des changements de grandeur importants, mais qui se rétablissent pour ainsi dire automatiquement dans leur valeur moyenne. Grâce à cette disposition les membres forment des tiges brisées qui oscillent à la manière de pendules, mais de pendules qui auraient alternativement deux points de suspension opposés. En effet dans le lever le membre oscille autour de sa suspension somatique, qu'elle soit fournie par l'une ou l'autre des articulations zono-styliques, ou par la suspension musculaire trapézo-dentelée. Dans l'action propulsive, au contraire, le membre oscille autour de son appui sur le sol, tandis qu'il déplace son attache somatique en même temps que le corps lui-même.

Ainsi le membre se montre essentiellement comme un appendice à puissance principalement disposée de son côté caudal de manière à faire progresser en avant le corps auquel il appartient, mais en même temps pourvu de puissances propres à le relever et à le faire osciller dans le sens de la progression. Ces deux puissances s'ajoutent pour fournir le soutien du corps et c'est par l'action tonique antagoniste des muscles fléchisseurs et des extenseurs que l'animal se maintient debout.

Il peut se présenter chez les animaux dressés des cas où les membres, bien que toujours pliables angulairement — ce qui est indispensable pour que leur oscillation puisse se faire sans soulever le corps d'une manière inutile et déperditrice de force — agissent cependant

dans l'arrêt et dans le soutien de la marche comme une colonne verticale, c'est-à-dire dont les segments sont dans la continuité directe les uns des autres. C'est le cas pour le membre postérieur de l'Homme et pour les quatre membres des Eléphants. La présence de membres dressés en forme de colonne a attiré depuis longtemps l'attention de Gaudry (1906), qui appelait *rectigrades* les animaux chez qui on les rencontre.

Osborn interprétait ces membres comme une adaptation résultant de l'accroissement graduel du poids, et destinée à faire porter sur une colonne verticale un poids de plus en plus lourd. Il est clair en effet qu'un membre vertical pourra supporter plus aisément un poids considérable sans imposer un travail aussi grand aux muscles chargés de maintenir l'ouverture moyenne des angles que formeraient ses segments s'ils étaient angulairement disposés. Ce paléontologiste distinguait parmi les Mammifères marcheurs trois types principaux : 1° les *cursoriaux* avec angles bien marqués (Artio-et Périssodactyles) ; 2° les *graviportaux* (Eléphants, *Coryphodon*) avec membres verticaux ; 3° entre les deux, une catégorie intermédiaire, plus voisine cependant des graviportaux, celle des *médiportaux* renfermant des formes fossiles appartenant aux ordres des Titanotheridæ (*Brontops robustus*), des Amynodontidæ (*Metamynodon*), Rhinocerotidæ (*Teleoceras*) et des Toxodontiæ (*Toxodon*).

Gregory qui a repris récemment (1912) l'étude de cette question pense que le redressement des membres a évolué *pari passu* avec la formation d'un pied court, rectigrade, et avec une marche à l'amble combinée avec un long pas, doué d'un faible pouvoir d'accroissement d'accélération, tandis que l'angulation des membres du Cheval est liée avec un très long pied élancé, une allure trottante ou galopante et un grand pouvoir d'accélération. Celui-ci consiste dans l'impulsion donnée au corps par le pouvoir balistique du membre et qui entraîne le pied en avant. Le pouvoir balistique n'est autre chose que l'excès du pouvoir propulsif au-delà de ce qui est nécessaire pour mouvoir les membres comme échasses et pour porter le poids du corps. Pouvoir balistique et accroissement d'accélération sont mesurés par la longueur du temps pendant lequel au moins trois pieds sont au-dessus du sol dans la marche. Chez l'Eléphant cela n'arrive pas, il n'y a guère qu'un pied de soulevé à la fois ; chez le Cheval trois pieds sont soulevés pendant au moins sept sur neuf phases du pas. Chez l'Eléphant trois pieds reposent sur le sol pendant les 5/6 d'un grand pas, et durant le dernier 6e, le corps est supporté par un pied antérieur et le pied postérieur opposé. Donc, l'accélération et le pouvoir balistique sont au maximum chez les

cursoriaux, au minimum chez les graviportaux, et GREGORY en conclut que l'évolution de leurs membres a été déterminée bien plus par l'usage et par la structure de leurs pieds, qui a une si grande importance pour leur allure, que par l'adaptation à supporter un poids de plus en plus lourd.

Cette conception paraît séduisante à première vue. L'existence de petits Proboscidiens, de volume peu considérable et pourtant rectigrades si l'on en juge par les reconstructions d'ANDREWS qui représente *Mœritherium* aussi rectigrade qu'*Elephas*, est toute en sa faveur. Mais à la réflexion elle est beaucoup moins défendable. En effet l'angulation

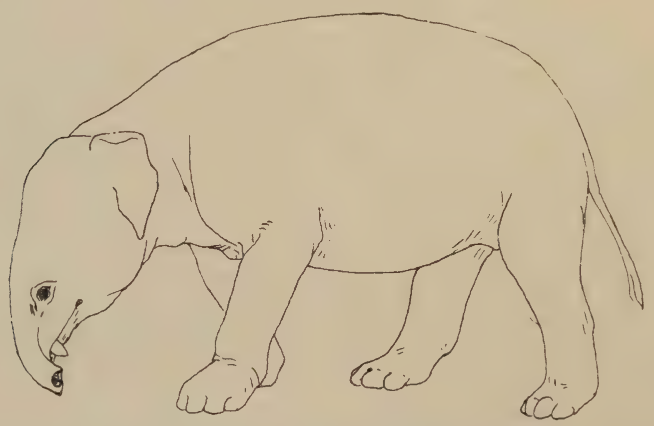


FIG. 235. — Mœritherium, *reconstruction* d'après C. W. ANDREWS.

des membres précède de beaucoup l'attitude dressée, puisqu'elle existe chez les rampants et les demi-rampants. C'est une disposition initiale du membre chiridien. Elle est masquée, mais masquée seulement, dans les membres verticaux, puisque le pouvoir de former des angles, disposés comme d'habitude et inversés aux deux membres, existe toujours chez ceux-ci et s'exerce à chaque pas. D'autre part la rectigradie se réalise dans des cas très différents puisqu'on la trouve dans des digitigrades comme l'Eléphant, des plantigrades parfaits comme le *Coryphodon*, et surtout comme l'Homme. Elle est sans doute liée, dans certains cas, avec une marche à l'amble combinée avec un long pas doué d'un faible pouvoir d'accroissement d'accélération, mais dans d'autres, comme l'Homme elle tient certainement à d'autres causes. GREGORY pense que l'adaptation graviportale s'est réalisée indépendamment dans maintes lignes phylétiques distinctes (Amblypodes, Proboscidiens, Titanotheres, Amynodontes, Toxodontes), et il montre que dans tous ces cas, le bassin plus ou moins incliné sur l'horizon dans les formes

cursoriales, est devenu de plus en plus vertical dans les graviportales. Je ne puis discuter convenablement cette opinion n'ayant pas sous les yeux les pièces qui lui ont servi de base pour ses reconstructions. Mais il est parfaitement possible qu'il n'y ait là aucune évolution et simplement des orientations différentes des membres, comme on en observe tant de cas chez les Mammifères (Chiroptères, Taupes, Monotrèmes, Cétacés, etc., etc.). Comme l'angulation des membres n'a pas été envisagée sous le point de vue où elle a été traitée ici, on peut admettre que ce point de vue a échappé aux auteurs, et qu'il aurait peut-être modifié leurs manières de voir sur cette question. D'autre part Gregory lui-même reconnaît que les résultats des mensurations faites sur les membres antérieurs ne concordent pas absolument avec ceux tirés du membre postérieur. Ainsi le radius est beaucoup plus long par rapport à l'humérus, que le tibia par rapport au fémur et la proportion radio-humérale répond moins clairement au changement de mode de locomotion que la tibio-fémorale.

Ces difficultés seraient peut-être plus aisément résolues si, au lieu d'envisager d'une manière assez vague une adaptation générale à une course plus ou moins rapide, on avait étudié les différents segments et leurs angles au point de vue mécanique dans un certain nombre de cas particuliers bien choisis. On sait par exemple que pour le Cheval, la règle de la disposition des membres est que les centres plantaires et les lieux moyens des attaches au tronc sont sur une même verticale. Pourtant ces lignes peuvent aussi être un peu obliques en avant pour le membre antérieur, en arrière pour le postérieur (Le Hello), (1902, p. 277). Les rapports des angles supérieurs (épaule et rotule) et inférieurs (coude ou jarret et boulet), doivent entretenir des subordinations assez précises, sans quoi certains d'entre eux seraient surchargés. Ce sont ces subordinations qui règlent les longueurs relatives des divers segments ; de même l'ouverture des angles doit être conforme aux dispositions qui assurent le mieux la résistance à l'usure. Chez le Cheval les règles à ce sujet sont les suivantes (Bourgelat) : 1° la verticale qui longe la pointe de l'épaule, en avant, doit être parallèle au profil du canon et tomber un peu en avant de la pince ; 2° la verticale qui passe en arrière de la pointe de la fesse doit rencontrer la pointe du jarret et suivre le profil postérieur du canon. Sans sortir de ce cadre l'inclinaison des bras, des jambes et des paturons peut varier un peu, mais ces variations doivent être corrélatives.

Dans les animaux à membres dressés, mais plus particulièrement chez les Mammifères coureurs où le membre antérieur et sa ceinture sont reliés au tronc uniquement par des muscles, le rôle de ces derniers est tout à fait

capital, et le tonus incessamment employé pour maintenir l'animal debout représente une force considérable. C'est pourquoi il ne faut pas être trompé par le bénéfice apparent qui résulterait de l'emploi de membres verticaux qui sembleraient à première vue supprimer la nécessité d'une partie de ce tonus. En effet la verticalité n'est jamais absolue, le squelette des pieds de l'Eléphant par exemple est toujours oblique et pour le maintenir dans l'angle qu'il comporte, il faut une certaine tension constante des muscles fléchisseurs. Il en est de même pour les jumeaux-soléaires dans la station debout chez l'Homme. Enfin au membre antérieur qui a moins d'angles que le postérieur et qui paraîtrait par conséquent plus favorisé que lui dans la station, le rôle des muscles est cependant plus considérable qu'au membre postérieur. On sait en effet que dans la majorité des Quadrupèdes, et contrairement à l'idée commune, c'est le membre antérieur qui supporte la plus grande charge, car le centre de gravité est plus rapproché de lui que du membre postérieur. C'est pourquoi les connaisseurs apportent tant d'attention à l'examen du membre antérieur et de l'épaule du Cheval qui périt surtout par l'usure de ce membre. La même raison fait que les muscles de l'épaule sont beaucoup plus riches en aponévroses et en tendons internes, beaucoup plus nerveux et plus durs, beaucoup moins estimés au point de vue alimentaire, par conséquent, que ceux de la cuisse.

La bipédie n'est point opposée, comme on pourrait le croire tout d'abord, à l'idée que les deux membres sont complémentaires. En effet si elle est rendue possible par des conditions assez différentes chez les êtres où on l'observe (voyez p. 342), l'une des plus importantes est l'antéversion du fémur, conséquence de la rétroversion de l'humérus. L'attitude bipède exige que l'axe du membre, tombe verticalement dans le polygone de sustentation, fort petit, de l'animal, ou si l'on veut qu'il soit très voisin du plan vertico-transversal (animaux) ou vertical (Homme) dans lequel est situé leur centre de gravité. Dans ces Bipèdes par excellence que sont les Oiseaux, cette condition est très aisément remplie, parce que le genou, qui est placé dans ce plan, se déplace très peu et que sa verticale tombe dans la surface couverte par les doigts étalés sur le sol, ou serrés autour des branches. Mais encore faut-il que l'axe du fémur soit très oblique en avant, à partir du cotyle, et c'est là le propre de l'inversion stylopodique du membre postérieur. Il en est de même partout ailleurs, et l'on comprend combien le soutien par une seule paire de membres aurait été plus difficile, si le genou au lieu d'être porté en avant comme il l'est toujours par l'inversion fémorale, avait été dirigé en arrière comme le coude. On voit donc que, là même où les deux membres n'agissant jamais ensemble la loi de leur disposition

complémentaire semblerait devoir ne pas s'appliquer, cette loi intervient comme la principale des causes qui permet cette attitude nouvelle.

Telles sont les conditions générales du fonctionnement et par suite de la constitution des membres des Tétrapodes. Il y en a d'autres plus spéciales et n'ayant point la même portée, mais qui influent cependant considérablement sur la structure de l'autopode. Il suffit pour en donner une idée de rappeler la constitution de la main chez les voiliers à patagium (Ptérosauriens, Chiroptères) et chez ceux pourvus de plumes (Oiseaux). Dans le premier cas la main garde bien mieux sa structure et tous ses rayons restent libres ; seuls un ou plusieurs doigts s'allongent d'une manière extrême pour soutenir le patagium. Dans le second au contraire les doigts s'atrophient presque complètement, les rayons extrêmes du membre disparaissent, mais deux métacarpiens considérablement agrandis par rapport à la taille de l'animal, et soudés par leur extrémité distale forment un cadre sur lequel reposent la plupart des rémiges. La formation d'une lame de soutien — confiée dans les cas précédents au patagium renforcé par le ou les rayons digitaux et par conséquent résultant de la liaison de deux parties différentes, l'une cutanée, l'autre squelettique — est ici entièrement réservée à une production cutanée, les plumes, dont les tiges ont à la fois la force et la souplesse nécessaires, fournies dans l'aile des Chauves-Souris par les baguettes phalangiennes pluriarticulées minces et flexibles, et le pouvoir de former une surface de soutien par leurs barbes liées entre elles par les crochets singuliers permettant leur écartement passager et leur réunion nouvelle.

De même dans l'autopode des animaux marcheurs il y a un rapport très net entre la forme et la puissance des phalanges et l'absence ou la présence de coussinets élastiques annexés à ces dernières, comme le montre la différence frappante qu'il y a entre les dernières phalanges des Chameaux, minces et peu volumineuses et celles des autres Artiodactyles, en particulier celles des Bœufs.

2° Ceintures.

Les ceintures répondent à une double condition : 1° elles forment une charpente de soutien indispensable aux extrémités de la cavité viscérale ; 2° elles servent d'appui aux membres et de surfaces d'insertions pour leurs muscles.

1° *Charpente viscérale.* — L'importance des ceintures comme charpente pour le tronc et en particulier pour les extrémités de la cavité viscérale est déjà très marquée chez les Poissons. Chez ces animaux il

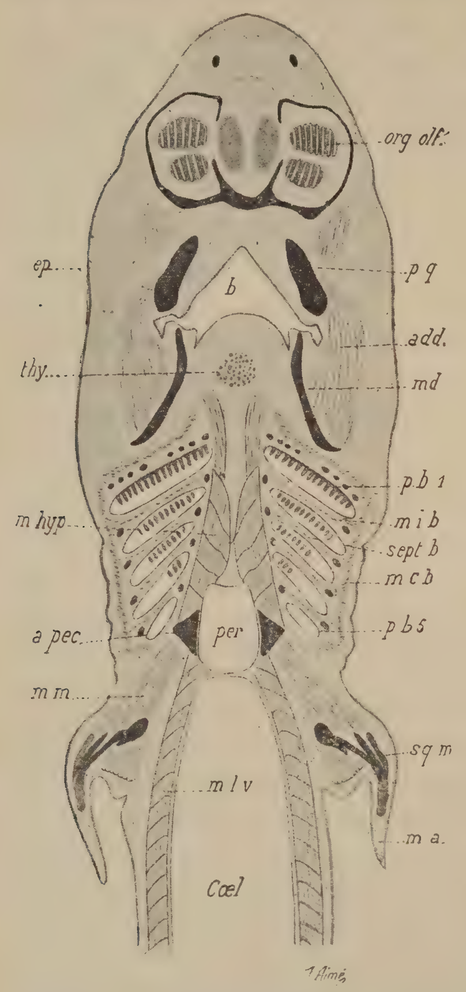


Fig. 236. — *Coupe frontale d'un embryon de* Mustelus *long de* 65 *millimètres, passant près de la face ventrale.*

L'arc pectoral soutient les parois du cœlome (péricarde) et donne insertion aux muscles latéraux et aux muscles hypobranchiaux.

add., muscle adducteur de la mandibule ; — *a. pec.*, arc pectoral ; — *b.*, bouche ; — *cœl.*, cœlome ; — *ép.*, épiderme ; — *m. a.*, membre antérieur ; — *m. d.*, mandibule ; — *m. hyp.*, muscles hypobranchiaux ; — *m. i. b.*, muscles interbranchiaux ; — *m. c. b.*, muscle constricteur des branchies ; — *m. l. v.*, muscles latéraux ventraux ; — *m. m.*, muscles des membres ; — *p.* b^1... *p.* b^5, première, cinquième poches branchiales ; — *p. q.*, palato-carré ; — *sept. b.*, septum branchial ; — *sq. m.*, squelette du membre ; — *thyr.*, thyroïde.

existe un rétrécissement considérable du corps au niveau du dernier arc branchial, corrélativement à la diminution graduelle des arcs d'avant en arrière. La paroi somatique se continue directement avec le dernier arc branchial, situé en arrière de la dernière fente. Le corps est donc très rétréci à ce niveau (fig. 236). mais il ne tarde pas à récupérer un diamètre plus large ; en effet la paroi somatique se porte rapidement en dehors en formant la paroi postérieure oblique de la chambre branchiale (fig. 237). Cette chambre ne s'étend naturellement que dans la région où se trouvent les branchies, c'est-à-dire sur les côtés de l'extrémité céphalique. Du côté dorsal elle est limitée par le crâne, du côté ventral par la région jugulaire. Elle est particulièrement développée chez les Téléostéens, où l'espèce de défaut ou d'interruption qu'elle cause entre la région hyoïdienne et le tronc est plus facile à saisir, mais les choses sont essentiellement les mêmes chez les Sélaciens, seulement chez ces derniers la corbeille branchiale s'étendant plus en arrière est limitée dorsalement par les muscles dorsaux du corps, et la chambre branchiale, occupée par les septa et les poches branchiales secondaires, n'apparaît pas avec la même netteté. Mais on observe toujours ce fait capital que sur une grande partie de ses faces

latérales, en arrière des branchies, le tronc est très réduit de diamètre, la paroi somatique s'infléchissant brusquement en dedans pour aller se fixer en s'effilant sur les côtés du pharynx.

La ceinture thoracique fournit un point d'appui solide lors de la con-

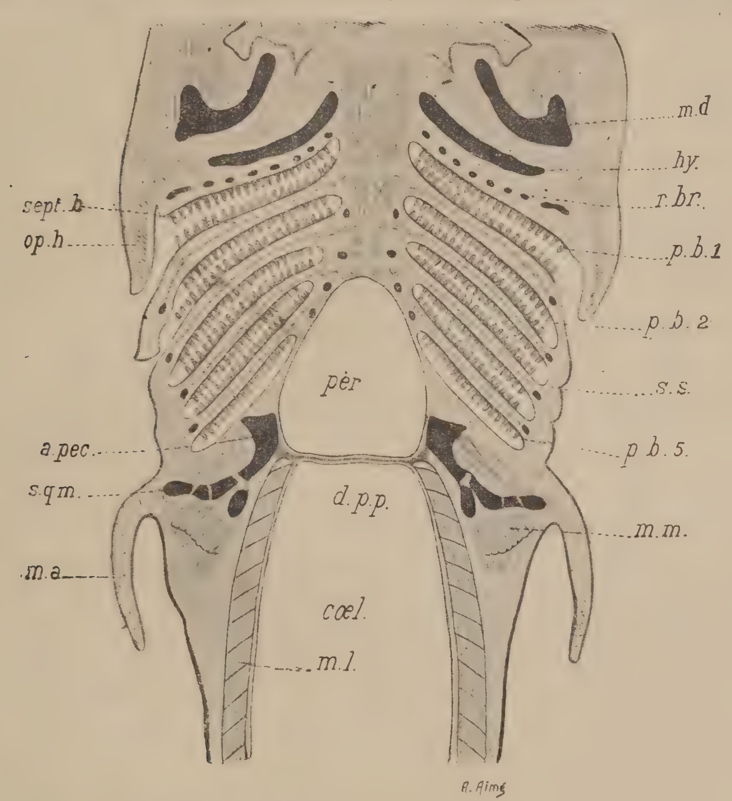


Fig. 237. — *Coupe frontale d'un embryon de* Mustelus *long de* 65 *millimètres, passant au-dessus de la précédente.*

Obliquité de la paroi du corps formant la paroi postérieure de la dernière poche branchiale et se portant vivement de dedans en dehors et d'avant en arrière.

a. pec., arc pectoral ; — *cœl.*, cœlome ; — *d. p. p.*, diaphragme péricardiaco-péritonéal ; — *hy.*, hyoïde (cartilage) ; — *m. a.*, membre antérieur ; — *m. d.*, mandibule (cartilage) ; — *m. l.*, muscles latéraux ; — *m. m.*, muscles du membre ; — *op. h.*, opercule hyoïdien ; — *pér.*, péricarde ; — *p. b^1... p. b^5*, première à cinquième poches branchiales ; — *r. br.*, rayons branchiaux (cartilage) ; — *sq. m.*, squelette du membre ; — *s. s.*, sillon de soudure de deux arcs branchiaux consécutifs pour former la poche ; — *sept. br.*, septum branchial.

traction des muscles latéraux qui produisent les mouvements de progression. Ces muscles ne s'insèrent pas directement sur la ceinture pectorale, ils sont en effet, pour la plus grande part, situés en dedans d'elle mais l'aponévrose qui les enveloppe s'y attache solidement ainsi qu'un certain nombre de myoseptes. Grâce à ces attaches fibreuses qui lui

relient les muscles la ceinture pectorale, bien que n'étant pas placée dans l'épaisseur des muscles eux-mêmes comme on le dit quelquefois, remplit le même rôle que si elle était ainsi disposée. Elle peut donc être considérée comme une pièce de charpente de premier ordre, servant à la fois à donner insertion aux muscles latéraux dans toute la hauteur de la chambre branchiale et à maintenir la forme du corps en formant une ceinture rigide en arrière de cette chambre. Placée dans la somatopleure, c'est-à-dire en dehors du cœlome, elle sert aussi de soutènement à la partie craniale de cette cavité et représente son squelette ou, si l'on veut, elle constitue la première forme du squelette thoracique. Sa partie inférieure logée dans la paroi du corps ventralement à la cavité péricardique constitue un puissant organe de protection pour le cœur et pour les organes contenus dans la partie craniale de la cavité abdominale. L'arc pectoral forme même le seul squelette thoracique des Sélaciens qui ne possèdent point de côtes, et dans ce cas le rôle protecteur que nous venons de lui attribuer apparaît encore plus nettement. La portion moyenne de la ceinture pectorale est toujours située dans le maître couple dont Amans (1888) a fait voir l'importance et la situation toujours très craniale.

La ceinture pelvienne a une importance beaucoup moins grande parce qu'il n'y a point à son niveau un brusque changement de diamètre entre le tronc et la queue, mais au contraire un passage graduel. Aussi est-elle toujours très réduite par rapport à la précédente et ne forme-t-elle jamais un anneau complet soutenant l'hyposome, mais seulement une plaque formée par la réunion de deux pièces, droite et gauche, placées sous la peau entre celle-ci et les muscles ventraux qui s'y attachent par leurs myoseptes.

Chez les Tétrapodes ces ceintures sont bien plus importantes, au point qu'elles sont présentes même dans certains cas où manquent les membres (Sauriens apodes) ce qui témoigne bien de la place qu'elles occupent dans la charpente du tronc. Leur absence chez les Serpents ne prouve rien contre cette remarque parce qu'elle est compensée par la disposition très spéciale des côtes.

Chez les Amphibiens la ceinture pectorale est le seul soutien de la cavité thoracique puisque les côtes manquent. Et comme il est nécessaire pour le bon fonctionnement du cœur (ampliation de l'oreillette par vide péricardique) qu'il soit contenu dans une cavité à parois rigides, comme l'extrémité craniale des poumons doit être protégée contre les pressions latérales qui pourraient leur être imprimées du dehors si une cage thoracique n'existait pas, le rôle protecteur de la ceinture pectorale est évident. On a vu qu'en même temps elle fournit des points

d'appui aux muscles hyposomatiques alors même que ces derniers ne s'arrêtent pas à son niveau. La ceinture pelvienne est moins importante parce que les viscères qu'elle entoure ont un besoin de protection moins évident. Cependant elle forme un cadre maintenant la cavité viscérale dans des dimensions exigées par le volume des organes qui y sont contenus et elle contribue en même temps au modelage de la forme générale de l'animal.

Chez les Sauropsidés la ceinture pectorale se combine avec les côtes et le sternum pour former une cage thoracique, immobile dans sa partie antérieure, mobile au contraire en arrière, et qui offre au cœur, aussi bien qu'aux poumons, l'enveloppe rigide dont ils ont besoin. La ceinture pelvienne, sans prendre encore des rapports étroits avec les organes de la génération comme elle le fera chez les Mammifères, joue un rôle très important comme charpente du tronc et fournit en particulier à la cavité viscérale, chez les Oiseaux, un toit fort étendu qui protège les sacs abdominaux si importants dans la respiration.

Chez les Mammifères la ceinture pectorale ne participe plus du tout à la formation de la cage thoracique en dehors de laquelle elle est entièrement placée. En revanche la ceinture pelvienne contracte avec les voies génitales des rapports importants pour lesquels ont est prié de se reporter aux pages 264-266.

2° *Appui des membres et insertions des muscles.* — L'anneau osseux qui soutient chacune des extrémités de la cavité viscérale sert aussi à l'attache des membres. Il doit donc présenter une cavité articulaire pour recevoir chacun de ces derniers, et des surfaces d'insertion pour ses muscles. Naturellement ces parties sont en rapport avec l'orientation des membres et leur mode de fonctionnement. Ainsi les cavités articulaires destinées dans le plus grand nombre des cas à recevoir un membre qui repose comme un pilier sur le sol, sont ouvertes en dehors et en bas, mais celle de l'aile des Oiseaux, sur laquelle presse l'aile battante est ouverte en haut, celle des animaux rampants l'est en dehors. Les surfaces d'insertions des muscles sont développées dans des sens différents suivant l'orientation des membres ; ainsi dans les membres horizontaux les attaches musculaires les plus étendues sont dipossées dans un plan horizontal, tandis que dans les membres dressés elles le sont dans un plan vertical. Mais en dehors de cette règle générale leur situation est aussi déterminée par le type d'organisation. Ainsi dans les Tétrapodes inférieurs, Amphibiens, Sauriens, Crocodiliens, etc., les principales attaches des muscles de la jambe se font sur le plancher pelvien, c'est-à-dire dans la portion la plus ventrale du bassin, tandis que chez les Chiroptères où le membre postérieur est aussi horizontal, l'insertion de ses muscles

est reportée sur le côté dorsal et se fait sur l'ilion et l'ischion très rapprochés de la colonne vertébrale. Mais même dans le premier cas il y a des différences importantes témoignant du développement propre de chaque disposition principale. Ainsi le plancher pelvien est entièrement confondu avec la paroi abdominale chez les Urodèles, tandis qu'il en est dégagé en grande partie chez les Sauriens. D'autre part il apparaît chez certains Insectivores à fémur horizontal (Taupes, Musaraignes), une plaque osseuse analogue à la symphyse pubienne des Sauriens, bien que rattachée à l'ilion et non au pubis (voy. p. 259).

Chez les animaux à membres dressés les attaches musculaires sont nécessairement transportées du côté dorsal, mais il y a autant de cas particuliers que de grands types, c'est-à-dire que les insertions portent sur des os ou des parties d'os qui ne se correspondent pas complètement, l'attache des ischio-tibiaux par exemple, remontant chez les Oiseaux jusque sur l'ilion, tandis qu'elle ne le fait pas habituellement. Si la constitution du bassin des Saurischiens a été bien interprêtée plus haut, page 140, il y a lieu de remarquer que leur pubis a perdu une fonction qu'il exerce partout ailleurs, celle de fournir attache aux muscles de la jambe, et n'a gardé que son rôle de soutien viscéral ou d'anneau d'insertion pour la paroi abdominale. Enfin il importe de noter que la ceinture pelvienne entre en rapport chez les Mammifères avec les fonctions génitales et avec divers muscles du bassin annexés aux voies génitales et au rectum, comme le releveur de l'anus et les muscles péniens, au point que chez les Cétacés par exemple, ce qui reste du bassin n'est plus en rapport qu'avec ces organes. Ainsi ce qui était une condition accessoire du bassin des Mammifères ordinaires, devient chez ces animaux l'unique raison de sa conservation.

La connaissance des conditions générales communes aux membres et aux ceintures des Vertébrés tétrapodes permet de comprendre leur formation. Comme ils sont constitués partout à l'aide de matériaux comparables entre eux on a pensé qu'ils ne pouvaient venir que d'une forme initiale unique, placée à l'origine des Tétrapodes actuels auxquels ils se seraient transmis par héritage. On peut aussi bien imaginer que leurs ressemblances tiennent simplement à ce qu'ils remplissent tous les mêmes fonctions, dans des organismes d'un même type, et sont soumis à des conditions identiques. Partout le bassin est à la fois la charpente du tronc et de la cavité générale, en même temps que l'appui du membre postérieur et de ses muscles. De même chaque segment d'un membre a des rapports, des fonctions, des muscles propres qui lui donnent dans les divers cas une physionomie assez uniforme.

On peut donc comprendre ces appareils comme comparables seule-

ment d'une manière abstraite et comme ne devant point leurs ressemblances à une descendance commune. Leur origine ontogénique ne contredit aucunement cette conception. Ils n'apparaissent point en effet comme des organes très simples capables de fonctionner même sous leurs formes les plus primitives, mais bien comme des ébauches, c'est-à-dire comme des organes embryonnaires, incapables de fonctionnement, mais chargés de potentialités multiples (voy. 542). Ces ébauches ne se développent point indépendamment les unes des autres, mais au contraire en liaison avec celles des autres membres et même avec celles des autres parties du corps. Ainsi les ébauches des deux paires de membres ne se développent point de la même façon dans un animal donné, mais de telle manière que les membres d'une paire sont complémentaires de ceux de l'autre paire, et en même temps l'orientation du membre est étroitement liée aux proportions de l'animal et à son équilibration. Chaque partie de l'organisme est en corrélation avec les autres comme le disait CUVIER, et un organisme ne peut être compris que comme un ensemble, comme un système clos particulier.

BIBLIOGRAPHIE

LAVOCAT. — *Construction des extrémités des membres.* Revue des Sciences natur. de Dubreuil. 2e série, t. II, 1880.

AMANS (P.-C.). — *Comparaison des organes de la locomotion aquatique.* Ann. Sc. natur. Zoologie, t. VI, 1888.

LE HELLO. — *Actions musculaires et ligamenteuses préposées au maintien de la station debout.* Journ. Anat., t. 38, 1902.

GAUDRY (A.).— *Fossiles de Patagonie. Les attitudes de quelques animaux.* Ann. de Paléontologie, t. 1, 1906.

HOUSSAY (F.).— *Forme, puissance et stabilité des Poissons.* Collect. morphol. dynamique. A. Hermann, Paris, 1911.

GREGORY (W.-K.).— *Notes on the principles of quadrup. locomotion and of the mechanism of the limbs in hoofed animals.* Ann. of the New-York Academy of Sciences. vol. XXII, 1912.

LE HELLO.— *Puissances locomotrices essentielles.* Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, N° 4, 1914.

TROISIEME PARTIE

CRITIQUE MORPHOLOGIQUE DU TRANSFORMISME

Le transformisme classique expliquant les différents types animaux par des transformations lentes, graduelles, opérées petit à petit chez des êtres vivant d'une vie libre, se montre absolument inadmissible lorsqu'on examine d'un peu près la constitution des parties et l'importance des changements qu'il aurait fallu y apporter pour passer d'un type à un autre. Il est naturellement impossible de signaler toutes les difficultés que la morphologie actuelle a fait connaître dans ce domaine, nous en examinerons donc seulement un certain nombre que nous grouperons dans trois chapitres distincts suivant qu'elles se rapportent principalement à l'embryologie, à l'anatomie comparée et à la systématique. Cette méthode n'est pas sans défaut, car il est bien difficile de localiser strictement un fait anatomique dans l'une ou dans l'autre de ces divisions, mais ses avantages l'emportent sur ses imperfections et justifient son emploi.

CHAPITRE PREMIER

L'EMBRYOLOGIE ET LE TRANSFORMISME

L'embryologie est certainement la base morphologique du transformisme la plus souvent invoquée parce qu'elle se résume, pour beaucoup de biologistes, dans la célèbre formule de la récapitulation des formes ancestrales au cours du développement (*loi biogénétique fondamentale*, Haeckel, *loi de patrogonie*, Ed. Perrier). Il est clair que si les embryons montrent dans leur développement une complication graduelle dont les principaux stades répondent à l'état permanent de formes inférieures, ou même s'ils possèdent quelques organes inutiles, transitoires, ne donnant rien dans l'organisme définitif et rappelant au contraire des structures observées dans d'autres types, une très forte présomption s'élève en faveur du transformisme. Mais le parallélisme entre les stades embryonnaires des animaux supérieurs et certaines formes inférieures a-t-il été vrai-

ment observé ? Existe-t-il des organes inutiles au cours du développement ? Bien des critiques déjà ont été élevées contre ces vues ; on a depuis longtemps fait remarquer le caractère métaphorique des comparaisons entre embryons et formes adultes, de même que l'on a battu en brèche la conception des organes inutiles. Nous ne reviendrons pas sur ces critiques que l'on retrouvera ailleurs, mais nous essayerons de montrer que les erreurs commises peuvent se rattacher presque toutes à deux causes principales.

Premièrement, à ce que l'on a confondu le développement graduel des parties considérées isolément avec le développement de l'ensemble de l'individu et avec le développement phylogénétique qui est tout autre chose.

Secondement, à ce que l'on a méconnu la véritable signification des parties de l'embryon, qui ne sont point des organes ayant jamais fonctionné sous la forme qu'elles revêtent chez lui, mais de simples ébauches.

Il faut donc examiner d'abord le mécanisme général du développement ontogénique et voir ce qu'il a de commun ou de différent avec le développement phylogénétique, ensuite étudier ce que c'est qu'une ébauche et voir en quoi elle diffère des organes simples auxquels elle a été comparée. Ceci fait nous examinerons un certain nombre de questions se rapportant à notre sujet, telles que : le mode d'accroissement de l'embryon et les grands types d'organisation, la précocité de l'apparition des formes spécifiques, le rôle organogénétique du développement et les falsifications, les applications de la loi biogénétique, et nous terminerons par quelques conclusions.

1° Mécanisme du développement ; l'épigenèse. — Le mécanisme du développement est incontestablement épigénétique, c'est-à-dire qu'il s'effectue par des adjonctions successives et des transformations graduelles conduisant d'un état initial très simple à un état définitif plus ou moins compliqué. Les divers organes de l'embryon ne sont point, comme on l'avait cru à un moment donné, déjà présents dans l'œuf ou dans le spermatozoïde, de façon à n'avoir qu'à grandir pour devenir visibles (*théorie de la préformation*), mais ils naissent au contraire de parties très simples et qui se compliquent peu à peu (*théorie de l'épigenèse*).

L'œuf répond à la définition d'une cellule, l'embryon est d'abord composé de cellules, puis ces cellules se groupent en lames ou feuillets. Ceux-ci se replient sur eux-mêmes en tubes ou engendrent, par des proliférations localisées, des parties qui n'existaient pas tout d'abord. En un mot l'embryon n'est pas anatomiquement préformé dans l'œuf, mais il se forme peu à peu, graduellement, en revêtant des structures et

des formes de plus en plus compliquées. Pour chaque organe considéré isolément l'épigenèse est un simple mécanisme, c'est-à-dire un déroulement régulier de phénomènes rigoureusement liés entre eux et dont aucun ne peut-être supprimé ni déplacé dans la série à laquelle il appartient. Ce mécanisme est général et se répète assez exactement pour tous les organes de même nature, au moins dans un même phylum. Pour l'embryon considéré dans son ensemble, le mécanisme de sa formation, n'est plus aussi général, et présente au contraire des particularités d'abord très peu accusées, puis qui se précisent davantage, de manière à lui donner de très bonne heure une forme spéciale qui permet de le distinguer des autres. Cette différence est due, non pas au développement propre de chaque ébauche qui est toujours sensiblement le même pour toutes les ébauches de même nature, mais à des différences qui se manifestent bientôt dans le nombre, la grandeur, la situation réciproque des ébauches, et à l'accroissement différentiel des régions formées par elles. Tout se passe comme si, à l'aide de matériaux semblables et donnant toujours les mêmes produits, l'embryon manifestait de bonne heure sa nature propre par la manière dont il distribue et répartit ces matériaux. L'épigenèse est la loi de développement des parties, elle est toujours régulièrement suivie dans l'évolution de celles-ci et paraît un mécanisme inéluctable, mais ce ne sont pas les parties qui font seules le développement de l'embryon puisque celui-ci superpose de bonne heure à chacune d'elles quelque chose de particulier par la manière spéciale dont il l'emploie, par le groupement ou l'accroissement qu'il lui donne.

Les phénomènes épigénétiques obéissent à des lois de deux ordres : 1° aux lois de toutes les constructions qui exigent une certaine succession dans l'ordre de la formation des parties ; 2° aux lois de la biologie cellulaire qui dominent la constitution des êtres organisés. Tous les êtres organisés en effet, dès qu'ils atteignent une certaine taille doivent être formés de cellules, et les quelques exceptions connues (algues unicellulaires de grande taille, myxomycètes, plasmodes divers, etc.), n'infirment en rien cette loi. D'ailleurs la constitution cellulaire facilite singulièrement le développement et les constructions qu'il suppose. Des cellules peuvent toujours glisser les unes sur les autres, se déplacer aisément pour former des groupements nouveaux. Certaines d'entre elles peuvent devenir le siège de proliférations qui jouent un grand rôle dans l'accroissement et dans la diversification de la forme. Grâce à cela il est beaucoup plus facile de construire un organisme compliqué à l'aide de cellules, que s'il fallait le faire en creusant au sein d'un plasmodium continu des cavités systématisées, entre lesquelles les restes du plasmode formeraient des lames, des travées, ou des organes.

Il est donc tout naturel de considérer la segmentation de l'œuf comme le mécanisme nécessaire pour séparer et former les premiers matériaux de la construction embryonnaire. Ce mécanisme compliqué, modifié profondément par la présence ou l'absence du vitellus nutritif, aboutit toujours à la présence d'une masse ovoïde ou sphérique qui constitue la morula. Le stade morula n'est pas du tout la répétition d'une forme ancestrale car ses cellules n'ont aucune des propriétés de celles qui constituent les colonies cellulaires auxquelles les morula ont été comparées. Le seul point commun entre ces deux formes est qu'elles peuvent être réunies sous le même concept de colonies cellulaires, mais cette dénomination n'a en réalité aucune signification, car de ces deux colonies, l'une est un individu naturel qui vit sous cette forme, exerce des fonctions déterminées et se reproduit sous la même apparence, tandis que l'autre est incapable de vivre indépendamment et de se reproduire comme telle, elle n'est qu'un pur état transitoire qui doit se modifier ou périr.

On peut en dire autant pour les stades blastula et gastrula, simples arrangements cellulaires nécessaires pour passer de la morula à un organisme formé de deux lames cellulaires ou feuillets, emboîtés l'un dans l'autre et circonscrivant une cavité digestive primitive ouverte au dehors par le blastopore. O. Hertwig (1903, p. 293-98) a fait remarquer qu'une telle forme est le modèle fondamental de l'organisation animale, tandis que la forme en lames minces, aplaties (feuilles) ou en filaments (racines), est caractéristique de l'organisation végétale. La première doit donc se rencontrer forcément dans le développement comme une construction primordiale indispensable, mais cela n'indique point du tout qu'elle répète réellement des formes l'ayant précédée, et O. Hertwig (1906, p. 165) a expressément indiqué que l'on ne peut aucunement comparer les gastrula des divers types entre elles. En effet si les gastrula d'un Echinoderme, d'un Cœlentéré, d'un Brachiopode, d'un Amphioxus, se ressemblent extraordinairement par leur forme extérieure, elles diffèrent cependant beaucoup, d'autre part, car elles renferment les ébauches, invisibles pour nous, des organes caractéristiques de leur embranchement et de leur classe. On peut donc conserver le terme de gastrula pour désigner la forme en coupe à double paroi qui est nécessaire pour la distribution des matériaux des organes futurs, suivant la place que ceux-ci doivent occuper ensuite, mais en lui donnant la signification de simple stade mécanique.

La formation de cette gastrula s'effectue suivant des procédés multiples en raison de la constitution différente des œufs. Délamination, invagination vraie ou embolie, recouvrement ou épibolie, différenciation sur

place des cellules profondes d'une blastula à parois pluricellulaires qui s'ordonnent en un feuillet interne venant se continuer secondairement avec le blastopore, tous ces mécanismes s'observent et parfois même dans des types très voisins. C'est pourquoi la détermination précise d'un stade gastrula dans une ontogenèse est parfois si difficile, et qu'il y a autant de manières de le concevoir que d'auteurs pour le décrire (Henneguy, 1913). Ce stade ne représente donc point une répétition de formes ayant jamais existé à l'état libre et il témoigne uniquement de la nécessité de faire, on pourrait presque dire n'importe comment, un organisme gastruléen. C'est en somme un processus analogue à celui qui préside à la construction d'un édifice quelconque, dont les parties ne peuvent s'élever que les unes après les autres et dans un ordre rigoureusement déterminé par leur place relative et par leurs fonctions.

A partir du stade gastrula les phénomènes se compliquent de plus en plus, mais chaque partie considérée en elle-même est toujours dans son développement soumise à un ordre régulier. Appareils, organes, tissus, cellules ne peuvent se développer qu'en allant du simple au compliqué ou encore, comme le disait von Baer (1828, p. 221-224), en allant du général au particulier. Une cellule qui naît par division d'une autre cellule ou qui se sépare dans un syncytium continu, est d'abord très simple et comprend seulement un noyau, relativement banal et qui sert peu à la caractériser, puis un protoplasme très réduit, à peu près homogène, et ne présentant aucune des différenciations qu'il montrera plus tard. Un neuroblaste de l'écorce cérébrale, d'abord arrondi, pousse en premier lieu son axone, puis sa dendrite principale et ensuite d'autres dendrites qui se ramifient plus ou moins richement, tandis que le cylindraxe émet des collatérales. Ce développement est si régulier, si nettement progressif chez les embryons des animaux supérieurs, ou si bien représenté par les cellules nerveuses des types adultes de la série des Vertébrés, que l'on a pu en donner un schéma comprenant comme phases successives la Grenouille, le Lézard, le Rat et l'Homme. Comme cette série n'a aucune valeur généalogique, ce schéma ne représente point du tout une répétition du développement phylétique, mais simplement le développement fonctionnel d'une cellule nerveuse dont les prolongements se multiplient au fur et à mesure que ses connexions augmentent en nombre. Là encore on a affaire à un phénomène épigénétique exprimant la succession nécessaire du développement, et point du tout une répétition ancestrale.

Il en est de même pour les tissus. Tous les tissus du groupe conjonctif sont d'abord représentés sous la forme mésenchymateuse de laquelle dérivent ensuite les différentes variétés, fibreuse, cartilagineuse,

osseuse, etc., dans un ordre réglé par le temps et par les conditions du restant de l'organisme. Le cartilage précède toujours l'os parce que ses propriétés sont favorables à cet ordre de développement. En effet le cartilage vivant sans vaisseaux peut apparaître à un moment où le système vasculaire est peu développé. De plus il est susceptible d'un accroissement interstitiel intense qui lui permet de réaliser facilement des changements de forme importants. Il doit donc forcément précéder l'os qui exige des vaisseaux abondants et dont l'accroissement est beaucoup plus compliqué que le sien. C'est pourquoi il ne faut point voir dans le développement successif du squelette suivant les phases conjonctive, cartilagineuse, osseuse, une répétition de l'Amphioxus ou des Vertébrés à squelette cartilagineux, mais une nécessité mécanique basée sur les propriétés de ces tissus.

Les premières ébauches qui apparaissent dans les feuillets sont aussi soumises aux mêmes nécessités mécaniques. Les protovertèbres sont chez les Vertébrés la première différenciation du mésoderme axial, partout où s'étend ce feuillet il ne peut faire autre chose que de donner des protovertèbres, et celles-ci apparaissent aussi bien dans la région céphalique que dans l'extrémité caudale. Elles disparaîtront plus tard dans la première par suite de la concurrence des parties, mais au moment où ces parties concurrentes n'existaient pas ou n'avaient qu'un développement infime, les protovertèbres n'avaient aucune raison de ne pas exister. Et si on les rencontre si avant dans la région céphalique chez les très jeunes embryons, ce n'est certainement pas pour rappeler un ancêtre, car on n'a jamais trouvé de forme inférieure adulte pouvant se comparer exactement à ces stades inférieurs, mais c'est parce que le mésoderme axial se segmente partout où il n'y a pas une cause actuelle s'opposant à cette segmentation. On s'étonne parfois de voir le sacrum des Mammifères représenté chez l'embryon par une série de vertèbres libres et l'on admire là encore une des répétitions de la phylogénie. Mais s'est-on demandé comment une pièce composite, comme le sacrum, pourrait apparaître dans un embryon formé d'ébauches simples, régulièrement disposées en série comme les protovertèbres, alors que le membre postérieur et le bassin n'existant pas encore ne pourraient déterminer la place où elle devrait se former ?

Dans le développement des arcs aortiques on a souvent considéré la formation d'un certain nombre d'entre eux, destinés à disparaître par la suite, comme un magnifique exemple de la loi biogénétique, sans prendre garde qu'elle résulte simplement de nécessités épigénétiques impérieuses. En effet les arcs aortiques, servent à faire communiquer le cœur placé à la face ventrale de l'intestin, avec l'aorte placée à sa face dorsale.

Les premiers apparaissent toujours, bien que purement temporaires, parce que les arcs ne se formant point tous en même temps, mais les uns après les autres, d'avant en arrière, ils sont à un moment donné les seuls à pouvoir faire communiquer le cœur et l'aorte.

D'autre part le premier arc aortique qui ressemble à ses similaires postérieurs ne peut jamais, chez aucun animal achevé, avoir été le même que ces derniers, parce qu'il appartient à uu arc qui, formant le bord postérieur de la bouche a forcément des fonctions, par suite une structure et une vascularisation bien différente de celle des arcs suivants. La similitude que présentent au début de l'ontogenèse les différents arcs aortiques et les arcs viscéraux qui les renferment, n'est donc pas la répétition d'une disposition ancestrale, mais le résultat des conditions auxquelles est soumis le développement de la région et des nécessités ontogéniques auxquelles celle-ci répond.

Pour bien comprendre l'erreur contenue dans la loi biogénétique, il faut avoir une idée très précise de la constitution des embryons. Trop souvent on admet que les embryons sont formés d'organes simples, analogues par exemple à ceux d'animaux moins élevés dans la série. Cette idée fondée sur un examen trop superficiel, a été combattue au début du dix-neuvième siècle par Von Baer (1828). De nos jours O. Hertwig (1906) a montré que les organes d'un embryon sont des parties devenues embryonnaires, incapables de fonctionnement, et qu'ils ne peuvent par conséquent être comparés à des organes d'animaux même inférieurs. De mon côté (1908-11-16), j'ai beaucoup insisté sur ce fait, que les parties constituantes des embryons ne sont que des ébauches, comparables entre elles lors de leur apparition, mais changeant bien vite dans chaque cas de telle façon que les comparaisons faites sont bientôt purement métaphoriques. Il est nécessaire de revenir sur ce point.

2° **Les ébauches.** — Le terme d'ébauches est employé en embryologie dans deux sens un peu différents. Tantôt il s'applique à ces parties invisibles que l'on suppose exister dans l'œuf et qui seraient les germes des différentes parties qui doivent sortir de ce dernier. Tantôt au contraire il s'applique à des parties bien délimitées qui ont une existence incontestable et un devenir connu. Nous n'envisagerons ici que ces dernières et pour en donner quelques exemples nous citerons dans les embryons de Vertébrés : la plaque neurale, ébauche du névraxe, les somites mésoblastiques, ébauches des myotomes et des sclérotomes qui sont eux-mêmes les ébauches respectives des muscles volontaires et du squelette axial, la chorde dorsale, l'intestin primitif, les arcs viscé-

raux, etc. En réalité toutes les parties de l'embryon sont à l'état d'ébauches, parce que toutes sont dans cet état indifférencié ou très primitif qui est au début de l'épigenèse de chaque organe. Ainsi l'ectoderme tégumentaire n'est qu'une ébauche de l'épithélium cutané, car il ne présente ni le nombre de couches, ni les différenciations cellulaires qu'il offrira plus tard. Mais comme il recouvre toute la surface de l'embryon, on ne le considère pas comme une ébauche et on réserve ce nom aux organes mieux délimités, comme ceux que nous avons parlé plus haut. Les régions elles-mêmes de l'embryon se comportent comme des ébauches. Ainsi la tête formée par la réunion d'une série d'ébauches diverses (ébauche cérébrale, fossettes olfactives, fossette stomodæale et premier arc viscéral) se comporte de manières bien différentes suivant les divers types, parce que telle ou telle de ces ébauches subira dans chaque type un développement un peu particulier. De même le tronc, la queue, bien que fort complexes, peuvent être considérés chacun en tant que région comme une ébauche. Enfin les premiers linéaments des membres sont également des ébauches qui viennent se superposer au tronc et former avec lui des combinaisons diverses qui donnent les différents types des Vertébrés. Des ébauches aussi différentes que le névraxe, les somites, la chorde, les arcs viscéraux ou les membres ne se comportent naturellement pas de la même façon. Certaines d'entre elles disparaissent totalement par leur développement même et ne peuvent plus se retrouver dans leurs produits. Les somites par exemple en se séparant en myotomes et en sclérotomes perdent leur individualité primitive, tandis que d'autres ébauches comme celles des membres, celle du névraxe, celles des arcs viscéraux des Ichthyopsidés, gardent cette individualité intacte.

Le caractère le plus important des ébauches embryonnaires est que les ébauches correspondantes ont la même constitution et la même forme à leur début, chez tous les animaux d'un même embranchement (*loi d'isoschémie phylétique*). Ainsi les arcs viscéraux d'un embryon d'Homme ou d'un embryon de Poisson occupent une place semblable dans l'organisme et sont formés de même par un axe mésodermique renfermant un arc aortique simple, et revêtu en dehors d'ectoderme, en dedans d'entoderme. Ces arcs sont rigoureusement limités à la partie latérale du cou et ne se rejoignent point sur la ligne médiane ventrale ; ils ne sont point non plus tout d'abord séparés les uns des autres par les fentes branchiales, qui à ce moment ne s'ouvrent pas encore en dehors.

De même la chorde dorsale est constituée chez l'embryon d'un Poisson très jeune, comme chez celui d'un Mammifère, par une baguette de cellules épithéliales embryonnaires, ne présentant encore aucune

vacuole à contenu hyalin, comme cela ne tardera pas à se produire chez les Ichthyopsidés. Les somites offrent également une ressemblance étroite et, s'ils sont plus allongés dorso-ventralement chez les Sélaciens que chez les Mammifères, cette différence n'est point essentielle et tient simplement à la forme de l'embryon plus comprimé chez les Poissons. On connaît assez la ressemblance étroite que présentent beaucoup d'autres ébauches embryonnaires comme les fossettes cristalliniennes, olfactives, auditives, pour qu'il soit inutile d'insister.

Cet état initial des ébauches peut-il représenter un organe ancestral très simple d'où seraient sorties ensuite les diverses formes que cet organe peut revêtir ? Ou bien répondent-elles à des organes d'Invertébrés ? La réponse est négative dans les deux cas. Aucun organe ancestral ne pouvait exister avec la constitution connue des ébauches, puisque celles-ci sont absolument incapables de fonctionner, autrement que comme parties constituantes de l'embryon, jouant, comme telles, un rôle topographique de premier ordre absolument nécessaire au développement de l'ensemble, et comme source de tissus. Certaines ébauches peuvent cependant remplir en même temps que ces fonctions morphogénétiques un rôle physiologique. Ainsi les arcs viscéraux servent de chemin aux arcs aortiques qui portent le sang du ventricule à l'aorte dorsale. Ces arcs peuvent-ils répondre aux baguettes branchiales de l'Amphioxus ? Si on les considère simplement comme des travées découpées dans la paroi du pharynx et contenant un vaisseau sanguin ventro-dorsal, la comparaison peut se soutenir, mais elle est purement physiologique, c'est une simple analogie, car en dehors de ce caractère fonctionnel commun, les différences s'accusent. L'axe mésenchymateux épais de l'arc des Vertébrés fait déjà prévoir les importantes formations squelettiques et musculaires qui s'y rattacheront plus tard. Son épithélium, bas, est bien différent de l'épithélium épais qui recouvre les baguettes branchiales de l'Amphioxus. La fente branchiale chez ce dernier est précoce et largement ouverte, il n'y a pour ainsi dire pas de poche branchiale, tandis que celle-ci est très marquée chez les Vertébrés. La région hypobranchiale des Vertébrés manque à l'Amphioxus. Si l'on envisage toutes les différences, histologiques, topographiques et anatomiques qui s'observent entre ces deux appareils (cages branchiales de l'Amphioxus et des Vertébrés), on se rend bien compte que l'opposition entre elles est précoce et décisive, empêchant toute comparaison un peu serrée et tout rapprochement généalogique. Il n'y a de comparable que l'idée de fentes pharyngiennes latérales présentes dans les deux cas, à part cela tout diffère.

Sans doute certaines ébauches présentent chez les Vertébrés des caractères qui les rapprochent des états inférieurs ; mais cela tient sim-

plement à des raisons biologiques générales, par exemple aux propriétés primitives des tissus et non à la transmission de traits d'un ancêtre déterminé. Ainsi le fait que la plaque neurale des Vertébrés est une différenciation de l'ectoderme s'explique suffisamment par les relations que ses éléments définitifs doivent avoir avec la surface cutanée. D'ailleurs les transformistes les plus convaincus n'ont jamais comparé directement la plaque neurale des Vertébrés, partie séparée de l'ectoderme, et qui ne renferme plus aucun élément comparable aux cellules du reste du tégument, à l'ectoderme ventral des Archiannélides par exemple, où le mélange des éléments nerveux et des cellules tégumentaires est si intime. Mais on a eu recours aux abréviations, aux falsifications du développement pour expliquer la différence qu'il y avait entre les deux cas. Est-ce que ces falsifications ne sont pas aussi difficiles à expliquer que le fait lui-même ? Doit-on plus s'étonner de voir naître dans l'ectoderme un tissu qui ira puiser dans ce dernier tous les éléments de son excitation, ou au contraire de voir un vaste territoire ectodermique soustrait à la fonction tégumentaire pour être exclusivement affecté à la formation du système nerveux ? Au début des études histo-embryologiques le moindre rapprochement, même superficiel, entre des formations embryonnaires d'animaux supérieurs et celles correspondantes des Invertébrés, était accueilli comme la preuve indubitable de liens généalogiques entre ces divers groupes, mais depuis on a vu que les ressemblances étaient moins profondes qu'on ne croyait, qu'elles portaient sur des organes isolés ne jouant pas un rôle prépondérant dans la constitution des types, et personne ne songe plus, par exemple, à rattacher les Vertébrés aux Annélides, malgré les analogies que présentent leurs systèmes excréteurs. Des somites mésoblastiques se voient dans tous les embryons de bilatéraux segmentés tant Invertébrés que Vertébrés, mais si l'on suit leur développement dans chaque groupe, on pourrait presque dire dans chaque classe, il montre des différences très considérables (voy. VIALLETON, Morphol. Vert. p. 267).

Les ébauches des embryons de Vertébrés ne répondent point à des organes d'Invertébrés. Celles des Vertébrés supérieurs répondent-elles à des organes permanents chez les Vertébrés inférieurs ? Pas davantage. Elles répondent simplement à leurs ébauches, comme l'a fait remarquer il y a bien longtemps VON BAER (1828) dans la quatrième de ses lois générales du développement. Il importe de rappeler ici ces quatre lois, tant à cause de leur importance, que pour l'oubli singulier qui a été fait de l'une d'entre elles.

1. Ce qui est commun à un plus grand groupe d'animaux se développe plus tôt dans l'embryon que ce qui est particulier.

2. Des dispositions les plus générales dérive quelque chose de moins général, et ainsi de suite jusqu'à ce qu'enfin arrive ce qui est le plus spécialisé.

3. Chaque embryon d'un animal donné, au lieu de traverser d'autres formes déterminées, se distingue au contraire de celles-ci.

4. *Au fond, l'embryon d'une forme supérieure ne ressemble jamais à un autre animal, mais seulement à l'embryon de ce dernier* (1828, p. 224).

Heackel qui paraissait vouloir s'abriter derrière l'autorité de von Baer a longuement cité sa manière de voir. Il écrit en effet (Anthropogénie, trad. française, 1877, p. 39). « Le développement d'un individu appartenant à une classe zoologique quelconque s'opère conformément à deux données générales : premièrement, il y a perfectionnement continu du corps animal par l'effet d'une différenciation histologique et morphologique toujours croissante ; secondement la forme générale du type se modifie en une forme plus spéciale. Le degré de perfection du corps animal est déterminé par le plus ou le moins d'hétérogénéité des éléments et des diverses parties d'un appareil complexe, en un mot par le plus ou le moins de différenciation histologique et morphologique. Le type, au contraire, dépend de la position relative des éléments organiques et des organes. Le type est absolument indépendant du degré de perfection ; un même type peut se retrouver à divers degrés de perfection et, inversement, un même degré de perfection peut être atteint dans les divers types ». Toutes ces idées sont bien de von Baer, mais comme on le voit par cette longue citation, Haeckel a complètement omis de parler de la quatrième loi qui contredisait si nettement sa théorie de la récapitulation. Cette loi se concilie parfaitement avec toutes les données de von Baer exposées par Haeckel, mais elle met en même temps en lumière d'une manière frappante ce fait capital que les embryons jeunes des animaux supérieurs ne ressemblent qu'aux embryons des animaux inférieurs et point du tout à ceux-ci à l'état adulte.

En d'autres termes tous les Vertébrés ont des ébauches organiques communes pendant un temps très court de leur vie embryonnaire et ils se ressemblent à ce moment par ces ébauches sinon par leur forme d'ensemble qui est déjà différente pour les divers types et ne permet pas de les confondre. Mais, par suite de l'interprétation défectueuse des ébauches, et en particulier de celles que l'on a désignées sous le nom d'arcs branchiaux, une confusion s'est produite dont n'ont pas su se garer les meilleurs auteurs.

La dénomination d'arcs branchiaux appliquée aux formations présentes à la fois chez les très jeunes embryons des Amniotes et chez ceux des Poissons était malheureuse, car elle consacrait une méconnaissance

complète de leur véritable rôle et conduisait en même temps à un rapprochement généalogique injustifié. Au début en effet, les arcs des embryons des Poissons ne sont pas plus branchiaux que ceux des Amniotes, car ils ne portent point de lamelles branchiales. Ils représentent simplement des ébauches communes à tous les Vertébrés et qui remplissent chez tous plusieurs fonctions organogénétiques indépendantes de la fonction respiratoire. En effet les arcs branchiaux forment la partie latérale du corps située entre le stomodæum en avant et la ceinture pectorale en arrière (voy. fig. 238 et 240). Ils prennent naissance dans les parois latérales du pharynx formées par l'ectoderme en dehors et l'entoderme en dedans réunis par une couche de mésenchyme d'abord peu épaisse. Des diverticules latéraux de l'entoderme (poches branchiales) se forment consécutivement, la paroi latérale du pharynx s'épaissit par l'intervention des arcs aortiques qui montent du ventre au dos entre les poches, et par la formation d'ébauches musculaires et squelettiques qui ne tardent pas à apparaître dans leur voisinage. En même temps l'ectoderme se déprime en face de chaque poche en un sillon branchial et vient s'accoler au fond entodermique de la poche. pour former avec lui la membrane obturante qui persiste pendant un certain temps et ferme latéralement le pharynx. Entre les poches consécutives se sont ainsi différenciés des arcs bien visibles extérieurement, constitués par un axe mésenchymateux renfermant l'arc vasculaire, des ébauches musculaires et squelettiques, et par un revêtement épithélial ectodermique sur leur face externe, entodermique sur tout le reste de leur pourtour. Chez les Ichthyopsidés les membranes obturantes se résorbent, les arcs se séparent latéralement les uns des autres et les fentes latérales sont ouvertes. Les arcs grandissent et forment une partie importante des parois du tronc en arrière de la tête, partie couverte d'ailleurs par un

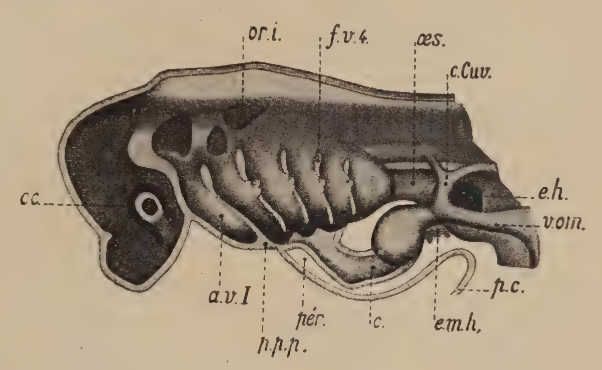


Fig. 238. — *Embryon de Torpille au stade K, vu de côté par transparence.*

a. v. I, premier arc viscéral ; — *c.*, cœur ; — *c. Cuv.*, canal de Cuvier ; — *e. h.*, ébauche hépatique ; — *e. m. h.*, ébauche du méso-hépatique antérieur ; — *f. v.* 4, quatrième fente viscérale ; — *oc.*, œil ; — *œs.*, œsophage ; — *or. i.*, oreille interne ; — *p. c.*, paroi du cordon ombilical ; — *pér.*, péricarde ; — *h. p. p.*, paroi prépéricardique ; — *v. o. m.*, veine omphalo-mésentérique.

opercule général, issu du second arc (Téléostomes) ou par des opercules propres à chaque arc et plus ou moins fusionnés par leurs bords libres (Sélaciens). Dès que les fentes branchiales se sont ouvertes des feuillets respiratoires se produisent sur elles, suivant des modes particuliers pour chaque type, et non sériables d'une manière continue. En même temps l'arc aortique se subdivise en deux troncs parallèles, l'un se continuant en bas avec l'aorte ventrale (artère branchiale), l'autre se poursuivant du côté dorsal pour former l'aorte dorsale (veine branchiale), mais réunis entre eux par le réseau capillaire de l'hématose. Des organes glandulaires se développent soit sur le plancher du pharynx (thyroïde), soit sur la portion dorsale des poches (thymus).

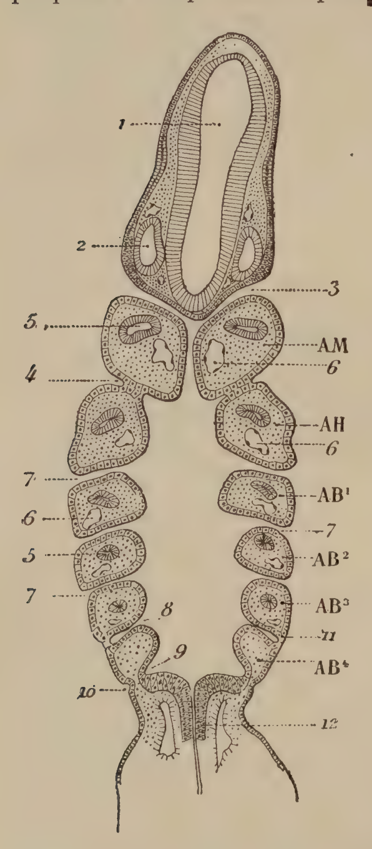


Fig. 239. — *Coupe frontale d'un embryon de Torpille pour montrer la formation des arcs branchiaux.*

AM, arc mandibulaire ; — AH, arc hyoïdien ; — AB¹-AB⁴, premier, quatrième arcs branchiaux proprement dits ; — 1, cerveau ; — 2, œil ; — 3, bouche ; — 4, première fente branchiale oblitérée à ce niveau ; — 5, 5, cavités céphaliques des arcs correspondants ; — 6, 6, arcs aortiques ; — 7, 7, fentes branchiales ; — 8, cinquième poche branchiale ; — 9, sixième poche branchiale ; — 10, sillon branchial ; — 11, membrane obturante ; — 12, intestin.

Chez les Amniotes il se forme de même six arcs branchiaux dont les quatre premiers sont visibles à l'extérieur, tandis que les deux derniers ne se voient pas du dehors, leurs poches n'atteignant jamais l'ectoderme. Les membranes obturantes ne se *résorbent jamais*, les arcs, apparemment gênés dans leur développement dorsoventral par la forte courbure nuchale, restent petits. Ils ne forment donc ultérieurement qu'une partie insignifiante de la région comprise entre la tête et le cou. Celui-ci est constitué dans sa partie ventrale par le développement interstitiel et l'étirement d'une portion de la paroi ventrale du corps (paroi prépéricardique), située en arrière de l'angle correspondant, sur cette face de l'embryon, à celui que forme sur le dos la courbure nuchale (angle- cervico-ventral). Cet allongement accompagne le glissement en avant de l'extrémité craniale du cœlome, de toute la partie antérieure de la série des protovertèbres. La portion de paroi prépéricardique qui s'est accrue interstitiellement pour suivre le

glissement en avant des protovertèbres n'est pas la même dans les différents animaux, tantôt elle est située entre le troisième et le quatrième arcs, comme dans la figure 246, tantôt elle est entre le second et le troisième comme chez le Lézard et chez les Oiseaux (fig. 245).

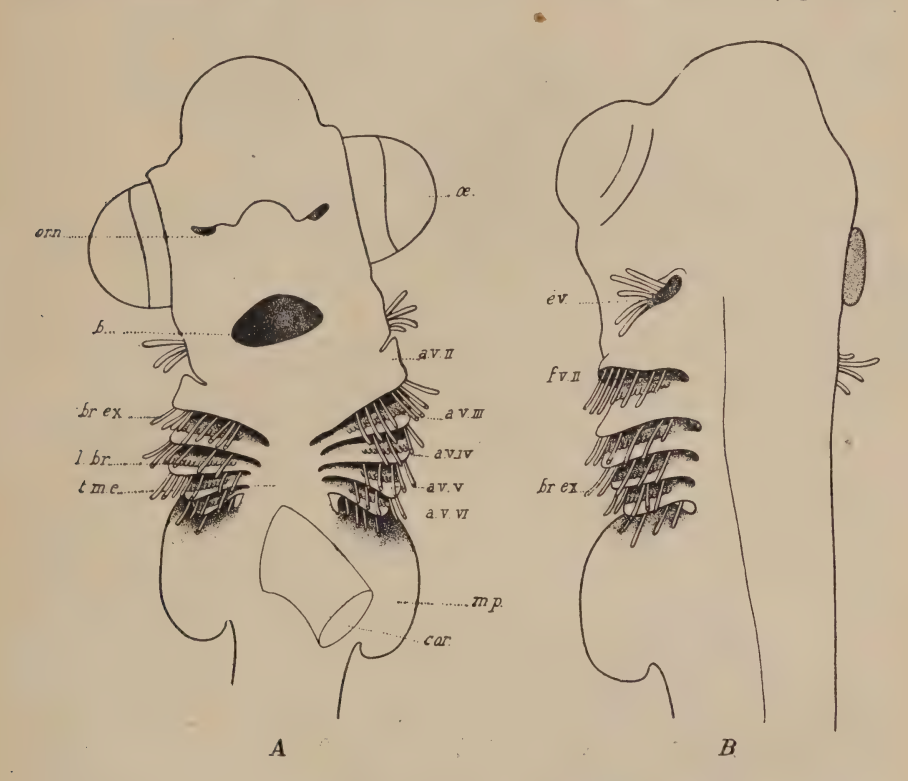


Fig. 240. — *Embryon d'*Acanthias, *long de* 30 *millimètres.*

A, vu par la face ventrale ; — B, vu de trois quarts par la face dorsale.

a. v. II.... *a. v.* VI, arcs viscéraux (du deuxième au sixième) ; — *b.*, bouche ; — *br. ex.*, branchies externes (en partie seulement) ; — *cor.*, cordon ombilical ; — *f. br.*, feuillets branchiaux ; — *év.*, évent ; — *f. v.* II, deuxième fente viscérale ; — *œ.*, œil ; — *m. p.*, membre pectoral ; — *t. m. e.*, triangle méso-branchial externe ; — *or. n.*, orifice nasal.

Pour comprendre ces phénomènes, voyez les fig. 238 à 245 et Morph. des Vertébrés (p. 473 et suiv.).

Les arcs aortiques qui accompagnaient primitivement chaque arc ne se subdivisent jamais en artère et en veines branchiales ; le premier et le second disparaissent dans leur partie moyenne, tandis que la partie moyenne du troisième forme l'anastomose qui unit la carotide interne et la carotide externe à l'extrémité de la carotide primitive. Le quatrième arc aortique abandonne l'arc auquel il appartenait tout d'abord, et,

cheminant dans la masse du mésoderme des arcs postérieurs devenue continue par suite de l'absence de fentes branchiales, il recule en arrière,

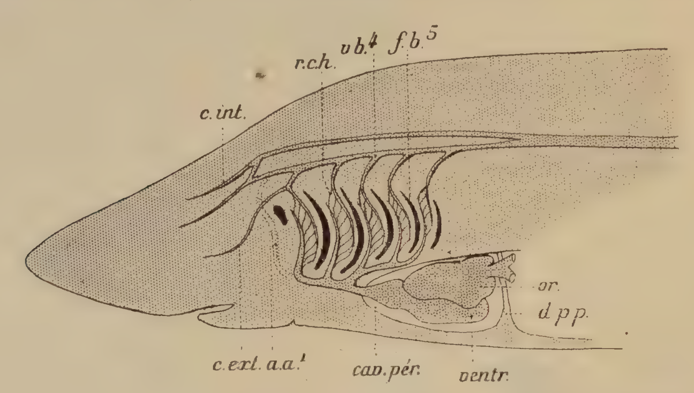


Fig. 241. — *Transformation des arcs aortiques et origine des carotides chez les animaux branchiés.* Schéma.

a. a[1], premier arc aortique ; — *cav. pér.*, cavité péricardique ; — *c. ext.*, carotide externe ; — *c. int.*, carotide interne ; — *d. p. p.*, diaphragme péricardiaco-péritonéal ; — *f. b*[5], cinquième fente branchiale ; — *or.*, oreillette ; — *r. c. h.*, réseau capillaire de l'hématose ; — *v. b*[4], quatrième veine branchiale ; — *ventr.*, ventricule.

ou mieux il reste en place au devant de l'extrémité craniale du cœlome, pendant que le cou se développe en avant de celle-ci, et il forme la crosse aortique, simple chez les Mammifères et les Oiseaux, double chez les Reptiles. Le cinquième arc aortique disparaît de très bonne heure ; le sixième donne le tronc des artères pulmonaires et le canal artériel simple chez les animaux à crosse aortique unique, double chez les autres. Les glandes annexes, thyroïde et thymus, se forment comme chez les Ichthyopsidés, bien qu'avec quelques différences secondaires et les dernières poches donnent les glandules parathyroïdes.

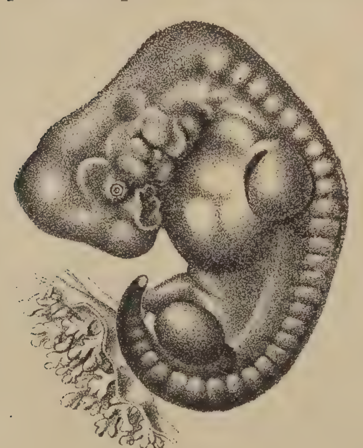


Fig. 242. — *Embryon humain de 7,5 mm.*, avec la courbure nuchale, d'après His.

Les arcs branchiaux embryonnaires de tous les Vertébrés ont donc des fonctions organogénétiques communes. Ils forment tous une partie des parois latérales de l'extrémité céphalique, ils servent de chemin aux arcs aortiques, ils engendrent des glandes spéciales, mais ce ne sont point des organes respiratoires, car ils ne deviennent le siège de cette fonction que dans un seul groupe, celui des Ichthyopsidés. Il est donc absolument

injustifié de dire que leur présence chez les embryons des Amniotes témoigne que ces derniers proviennent d'ancêtres ayant respiré dans l'eau. Elle signifie simplement que, pour faire un Vertébré, il faut dans la région céphalique des ébauches spéciales auxquelles il convient de donner le nom, d'ailleurs déjà usité, *d'arcs viscéraux*. La présence des arcs viscéraux chez les Amniotes n'indique pas plus la dérivation de ceux-ci d'ancêtres pisciformes, que ne le font leur chorde dorsale ou

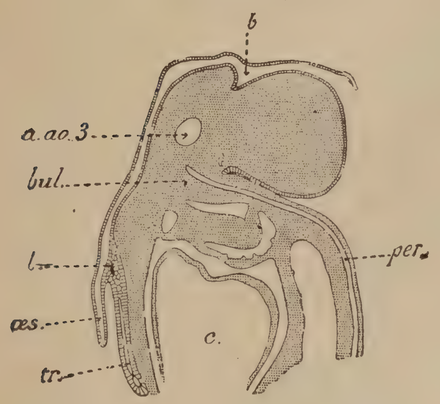


Fig. 243. — *Premier stade de la formation du cou chez un embryon de Lapin de 12 jours.*

La cavité péricardique s'avance jusqu'au niveau de la plicature formée entre l'arc mandibulaire (le bourrelet situé au-dessous de b.) et la paroi thoracique primitive limitant le péricarde en dehors, cette plicature représente l'angle cervico-ventral.

*a. ao*³, troisième arc aortique ; — *b.*, bouche ; — *bul.*, bulbe cardiaque ; — *c.*, cœur ; — *l.*, orifice laryngé (la coupe est tangentielle à cet orifice) ; — *œs.*, œsophage ; — *pér.*, péricarde ; — *tr.*, trachée.

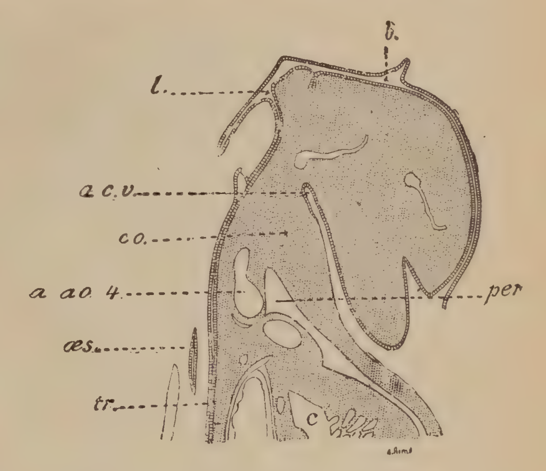


Fig. 244. — *Deuxième stade de la formation du cou chez un embryon de Lapin de 13 jours.*

Le cou est représenté par la substance comprise entre le sommet de l'angle cervico-ventral et le sommet de la cavité péricardique.

*a. ao*⁴, quatrième arc aortique ; — *a. c. v.*, angle cervico-ventral ; — *b.*, bouche ; — *co.*, cou ; — *l.*, orifice laryngé ; — *œs.*, œsophage ; — *pér.*, péricarde ; — *tr.*, trachée.

leurs myotomes. Il y aurait eu autant de raisons de s'appuyer sur ces organes que sur leurs arcs viscéraux pour justifier l'origine ichthyenne des Amniotes. On ne l'a pas fait cependant parce qu'on savait trop bien que la chorde et les myotomes sont des ébauches trop générales pour pouvoir donner aucune indication sur la forme originelle des Vertébrés. Le mot de branchial au contraire, appliqué aux arcs viscéraux, indiquant une propriété des Poissons, a fait passer dans les esprits l'idée d'une liaison généalogique avec ces derniers. La discussion ci-dessus montre les points faibles de ce rapprochement.

Caractères particuliers des ébauches. — Au début les ébauches correspon-

dantes d'embryons différents se ressemblent assez pour que, envisagées isolément, il soit impossible de les reconnaître comme appartenant à telle ou telle forme. Elles semblent donc indéterminées, mais si on ne les considère plus une à une, et si l'on tient compte de l'ensemble des ébauches réunies pour former l'embryon on reconnaît bien vite le type auquel appartient ce dernier, grâce à l'arrangement spécial, aux pro-

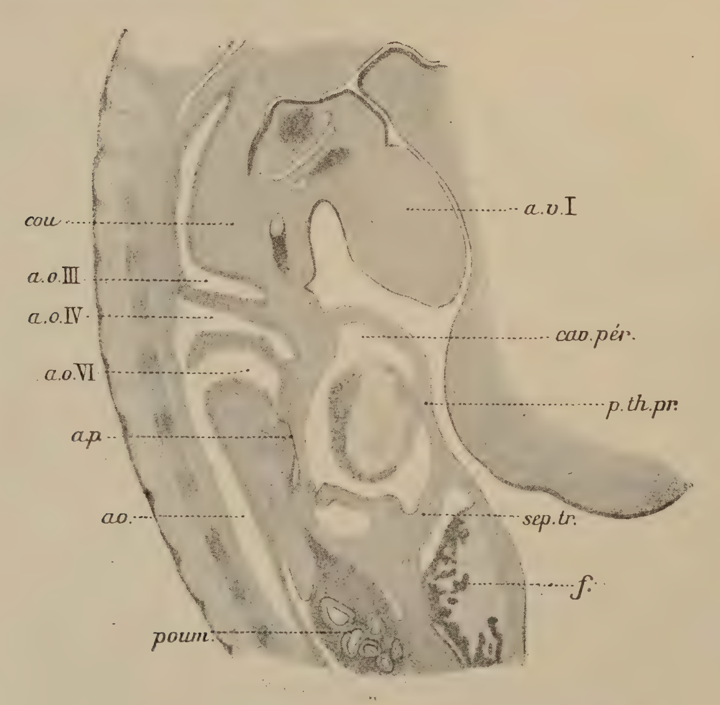


Fig. 245. — *Formation du cou chez l'embryon de Poulet.*
Le cou se forme en avant du troisième arc aortique.

ao., aorte ; — *a. o.* III, *a. o.* IV, *a. o.* VI, troisième, quatrième, sixième arcs aortiques ; — *a. p.*, artère pulmonaire ; — *a. v.* I, premier arc viscéral ; — *cav. pér.*, cavité péricardique ; — *cou.*, cou ; — *f.*, foie ; — *poum.*, poumon ; — *p. th. pr.*, paroi thoracique primitive ; — *sep. tr.*, septum tranversum (méso-hépatique antérieur).

portions, au nombre des ébauches groupées dans une même région, en un mot grâce à la *forme* qui résulte de tout cela. Il y a donc une opposition très nette entre les ébauches communes aux embryons d'un même phylum qui sont générales, banales, indéterminées, et la forme des types qui au contraire est particulière, précise, et domine les ébauches qu'elle soumet à sa propre loi. On verra plus loin que cette forme est le résultat de l'accroissement de l'embryon et du rythme différent que cet accroissement présente dans les parties correspondantes des divers types.

L'indétermination des ébauches s'observe naturellement au début seulement de leur formation, lorsqu'elles sont encore très simples et assez indépendantes des parties qui les entourent. Cette indétermination dure peu et ne survit pas aux premières différenciations qui se produisent. Mais il est des cas où l'indétermination des ébauches doit s'entendre dans un tout autre sens, par exemple lorsqu'on a affaire à la réunion en un complexe commun, d'ébauches dont certaines seulement arriveront à leur développement complet, tandis que les autres resteront embryonnaires. Un exemple très saisissant de cette sorte d'indétermination est donné par le développement du système uro-génital des Vertébrés supérieurs.

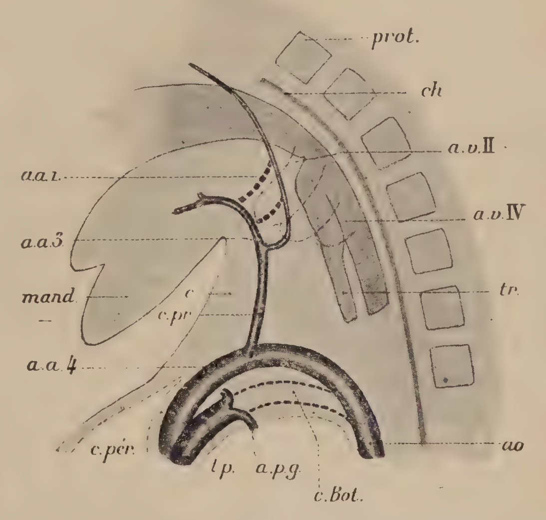


Fig. 246. — *Schéma montrant la transformation des arcs aortiques et le rôle des arcs viscéraux dans la formation du cou chez le Lapin.*

a. a 1.... *a. a* 4, arcs aortiques ; — *a. v.* II, *a. v.* IV, second et quatrième arcs viscéraux ; — *ao.*, aorte ; — *a. p. g.*, artère pulmonaire gauche ; — *c.*, cou ; — *c. Bot.*, canal de Botal ; — *c. pér.*, cavité péricardique ; — *c. pr.*, carotide primitive ; — *ch.*, chorde ; — *mand.*, mandibule ; — *prot.*, protovertèbres ; — *tr.*, trachée ; — *t. p.*, tronc pulmonaire.

La glande génitale présente au début toutes les parties nécessaires pour donner les éléments de l'un et de l'autre sexe, à savoir les cordons corticaux qui fourniront les follicules ovariens de la femelle, les cordons médullaires, équivalents aux corticaux, mais situés plus profondément, et qui donneront les tubes spermatiques, enfin le réseau des canaux venus du corps de Wolff et destinés à faire la liaison entre la glande et ses conduits excréteurs. D'autre part le canal urogénital primaire est remplacé par deux conduits juxtaposés, le canal de Wolff et le canal de Müller destinés respectivement à l'évacuation des produits mâles et des produits femelles. Dans cet état le système génital n'est pas, comme on l'a dit souvent, hermaphrodite, car les deux sexes ne sont pas présents, mais c'est un système double d'ébauches des deux sexes, encore toutes indifférentes ou indéterminées. La réunion chez un même individu des ébauches des deux sexes mérite qu'on s'y arrête un peu.

On pourrait se demander si la nature prévoyante a réuni sur le même être les moyens de faire les deux sexes, parce que la détermination du sexe ne devant se produire que plus tard, il fallait mettre à la disposition de l'organisme tout ce qui était nécessaire pour donner l'un ou l'autre sexe, lorsque les facteurs de la détermination entreraient en jeu. Mais les découvertes récentes ne s'accordent guère avec cette hypothèse. On sait en effet que le sexe est vraisemblablement fixé par le sexchromosome au moment même de la fécondation. Il n'y aurait donc pas eu lieu de mettre en réserve la possibilité du développement de l'un ou de l'autre sexe. La présence simultanée des deux ébauches sexuelles, est plus probablement en rapport avec le mécanisme du développement. Il est possible que les ébauches des deux conduits génitaux se favorisent mutuellement. Et chez les Mammifères en particulier la réunion des conduits de Wolff et de Müller dans le cordon génital, en entraînant la formation d'une gaîne mésenchymateuse épaisse autour d'eux, facilite le développement des parois compliquées des voies génitales femelles en rapport avec la gestation et la parturition. Si l'on réfléchit que ce cordon existe chez les seuls Mammifères, qu'il participe à l'accroissement très spécial consécutif au cloisonnement du cloaque interne, et qui s'accompagne chez eux des rapports spéciaux signalés plus haut (p. 264) entre le bassin et les voies génitales, on est frappé de l'idée que l'union de ces conduits dans le cordon génital les rend solidaires entre eux et avec les régions voisines, qu'ils subissent donc les mêmes influences, et que tout cela doit contribuer à faciliter par la suite les ajustements réciproques qu'ils présentent. Paul Janet avait été très frappé par les corrélations évidentes et le caractère complémentaire des organes des deux sexes, développés cependant indépendamment les uns des autres sur des individus différents, et il en tirait un argument très fort en faveur de la finalité. Sans prétendre réfuter sa thèse, il est sans doute permis de faire remarquer que la réunion des ébauches des deux sexes dans un même individu fait disparaître beaucoup des difficultés qu'il signalait.

Une dernière remarque doit être faite à propos des ébauches. On a vu que certaines d'entre elles se dissolvaient en quelque sorte dans leurs produits et par suite disparaissaient totalement. Tels sont les somites par exemple ou les derniers arcs viscéraux des Amniotes qui ne laissent jamais à l'état normal de résidus témoins de leur présence passée.

Il en est tout autrement pour d'autres ébauches. La partie craniale du canal de Wolff et le réseau qui l'unit à l'ovaire persistent chez les femelles sous la forme de l'organe de Rosenmüller. De même la partie postérieure de la moelle épinière qui ne donne pas de substance nerveuse dans les moelles terminées par une *queue de cheval*, se conserve et s'accroît

en gardant toujours sa structure simple dans le fil terminal. Ces restes méritent le nom de restes ou de résidus embryonnaires. En effet les parties qu'ils représentent sont demeurées embryonnaires, n'ayant pas subi la différenciation histologique du restant de l'appareil auquel elles appartiennent. Mais, mises à l'abri dans une gaine conjonctive épaisse elles n'avaient aucune raison de disparaître, sauf l'absence de fonctionnement qui, on le verra plus loin, n'entraîne pas toujours, il s'en faut, la disparition des organes. Ces restes embryonnaires qui ont acquis le développement de véritables organes en grandissant d'une manière considérable relativement à la taille qu'ils avaient lors de leur apparition, se rencontrent dans un grand nombre de points et appartiennent à des stades bien divers de l'évolution des ébauches. Le membre postérieur des Cétacés mysticètes est un reste embryonnaire de la même nature qui remonte à un stade plus avancé dans le développement de l'ébauche du membre, au stade précartilagineux, et d'autres organes de même nature, tels que certains cartilages ou certains os de l'autopode ont pris naissance encore plus tard.

L'idée de considérer les ébauches comme des parties nécessaires pour le développement anatomique des êtres et non pas comme des formes ancestrales répétées simplement à titre de souvenir, permet aussi de donner leur juste valeur à certaines ébauches, considérées semble-t-il sous un jour faux. De ce que la glande thyroïde naît par une invagination médiane et impaire de l'épithélium du plancher buccal rattachée pendant un certain temps à ce plancher par un canal épithélial, on a conclu que cette glande était primitivement une glande à sécrétion externe qui était devenue secondairement une glande endocrine, en perdant son canal excréteur. Quiconque sait le rôle énorme et précoce de la thyroïde chez les Vertébrés admettra difficilement que ces animaux aient pu vivre sans la présence de cette glande, ou bien à un moment pendant lequel la sécrétion externe l'emportait beaucoup sur l'interne si celle-ci existait déjà. On répondra sans doute que les larves Ammocètes possèdent sur le plancher buccal, en un point correspondant à celui où siège l'ébauche thyroïdienne, une grosse glande exocrine que l'on a comparée à la thyroïde. Mais cette glande est un organe très particulier formé par adaptation au genre de vie de l'animal. C'est en effet une glande à mucus dont les produits, très abondants, enrobent la vase dont se nourrit l'animal, de manière à empêcher que, dans la longue traversée du pharynx branchial, les particules de vase ne puissent pénétrer dans les larges orifices branchiaux internes qui garnissent les côtés de ce conduit. Il semble donc que l'invagination thyroïdienne et son canal prétendu excréteur, n'aient qu'une signification mécanique, c'est-à-dire qu'elles

traduisent simplement le procédé employé pour isoler et enfoncer dans l'épaisseur du cou, une certaine partie de l'épithélium pharyngien apte à donner un organe de sécrétion.

Le cristallin chez tous les Vertébrés est toujours, à un moment donné de son évolution une sphère épithéliale à paroi simple, qu'il soit formé comme d'habitude par une invagination ectodermique ou par le bord épithélial de la pupille dans les cas de régénération. Cela ne prouve point du tout qu'il ait jamais existé ou fonctionné à l'état de sphère creuse, ni surtout de fossette cristallinienne ouverte, mais que la forme sphérique est nécessaire à son développement.

Il ne manque pas d'autres exemples analogues et l'on a fait une série d'hypothèses sur la nature initiale de bien des organes qui ne sont pas plus justifiées que celles-ci. Là encore on a confondu le mécanisme embryonnaire avec les répétitions ancestrales.

3° **Le mode d'accroissement ou de différenciation des feuillets et les grands types d'organisation (embranchements).** — On a déja signalé que l'accroissement différentiel des parties est une des causes essentielles de la différence qui existe entre les divers types. Il faut reprendre maintenant cette question avec plus de détails.

La forme gastruléenne est, comme l'œuf lui-même, sphérique ou ovoïde. Elle répond donc à un type de symétrie radiaire, mais comme celui-ci, dans son état le plus simple, est peu répandu dans la nature (Hydraires), il faut que la gastrula elle-même subisse des changements de forme pour donner les différents types. Ces changements sont liés à l'accroissement ou à la différenciation de certaines parties du sphéroïde gastruléen, s'effectuant suivant un ou plusieurs axes déterminés. Dans une gastrula ovoïde le simple accroissement inégal de quelques fuseaux symétriquement placés par rapport à l'axe longitudinal déplace le blastopore et détermine déjà une structure bilatérale. Mais ce changement ne suffit pas à lui tout seul ; il est d'habitude lié à des différenciations locales des feuillets embryonnaires, accompagnées ou non d'un processus actif de prolifération siégeant au devant du blastopore et qui amène l'allongement plus ou moins considérable de l'embryon à partir de ce point.

Ces premiers changements ont une importance considérable parce qu'ils déterminent les rapports essentiels des différents organes ; ils sont suivis à brève échéance de phénomènes d'accroissement plus restreints et s'effectuant dans d'autres directions, qui concourent avec eux à établir l'architecture différente des principaux phylums. La meilleure manière d'en donner une idée est de rapporter la façon dont von Baer

(1828, p. 259), les avait compris. Cet auteur avait décrit schématiquement quatre types d'accroissement correspondant aux quatre embranchements de CUVIER : 1° le type radié, dérivé d'un développement qui répète périphériquement des évolutions identiques à partir d'un point central (*evolutio radiata*) ; 2° le type mollusque, dont le développement (*evolutio contorta*) enroule en un sphère des parties semblables ; 3° le type articulé, à développement symétrique (*evolutio gemina*) qui dispose les choses semblables sur les deux côtés d'un axe en les conduisant à une ligne de fermeture opposée à cet axe ; 4° le type vertébré, à évolution double (*evolutio bigemina*) qui dispose les parties identiques des deux côtés d'un axe et les ferme en dessus et en dessous de ce dernier, suivant deux lignes de clôture.

Ces quatre types ne peuvent plus être admis aujourd'hui. Réunir Cœlentérés et Echinodermes sous une même rubrique est aussi impossible que de caractériser un Mollusque par son évolution contournée. Mais les deux autres modes d'accroissement qui s'appliquent à beaucoup d'Invertébrés bilatéraux et aux Vertébrés, méritent de retenir l'attention, parce qu'ils font bien ressortir les caractères opposés de ces animaux et l'influence du mode d'accroissement sur l'architecture du type, laquelle entraîne ensuite des modifications corrélatives de la structure histologique.

Quelques mots sur le développement des Arthropodes le feront bien comprendre. A un moment donné l'œuf de ces animaux est constitué par une grosse masse de vitellus enveloppée dans un feuillet cellulaire unique et indifférencié dans la plus grande partie de son étendue, mais montrant dans la partie correspondante à la future face ventrale deux épaississements marqués, placés de part et d'autre d'un méridien de l'œuf et que l'on appelle les bandelettes germinatives. Ces bandelettes fourniront les éléments du corps de l'embryon. Entre elles apparaît une invagination qui s'effectue suivant un blastopore linéaire et qui enfonce dans l'œuf une importante masse cellulaire, le protentoderme (A. fig. 247). Le blastopore se ferme et le protentoderme se sépare de l'ectoderme pour former une plaque cellulaire épaisse, de laquelle se séparent bientôt : en dessous les sacs cœlomiques (somites mésoblastiques), et d'autres éléments mésoblastiques, en dessus les cellules destinées à former le revêtement épithelial de l'intestin moyen (entoderme). (C. D. E. fig. 247.) Celles-ci se disposent en deux plaques d'abord séparées l'une de l'autre du côté ventral et qui se placent à la surfce du vitellus qu'elles vont entourer peu à peu. Cet enveloppement procède graduellement de bas en haut, de même que la différenciation de l'ectoderme placé en dehors des bandelettes germina-

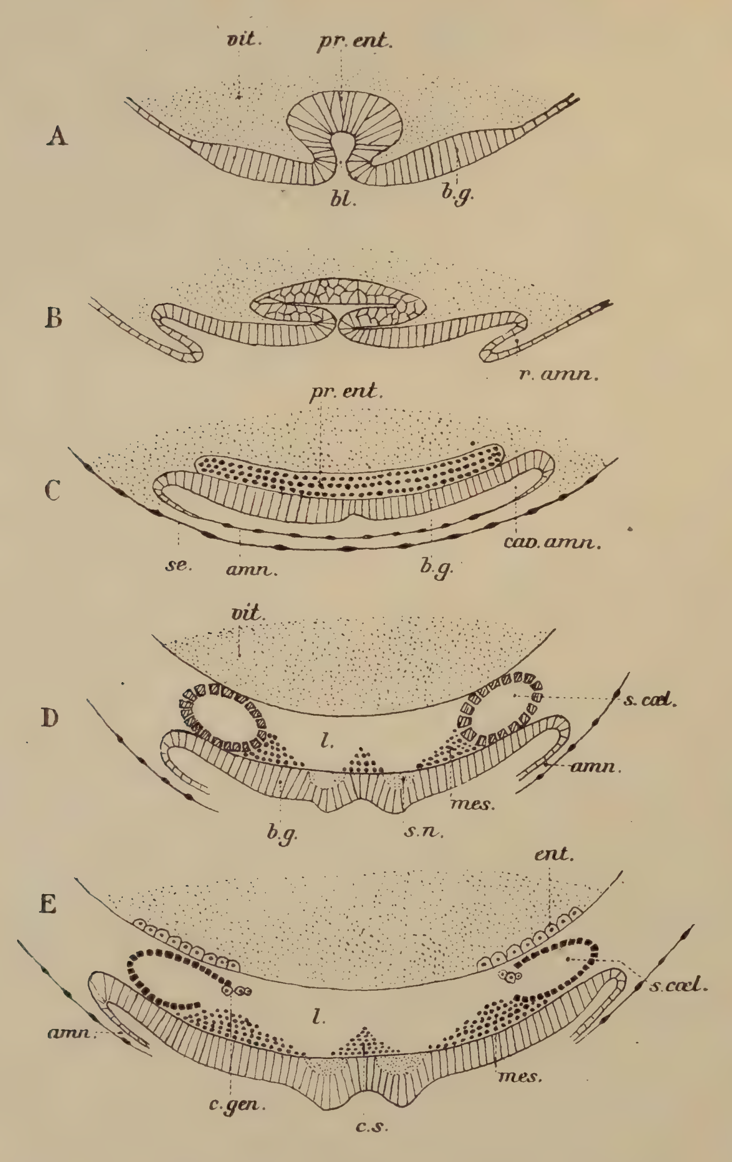


FIG. 247. — *Evolutio gemina. Formation des feuillets chez les Insectes.*

Premiers stades. Coupes transversales, schématiques d'après HEIDER (lettres changées).

A, formation de la gastrula ; — B, apparition des replis amniotiques ; — C, séparation du protentoderme ; — D, sacs cœlomiques ; — E, formation de l'entoderme.

amn., amnios ; — *b. g.*, bandelettes germinatives ; — *bl.*, blastopore ; — *cav. amn.*, cavité amniotique ; — *c. gen.*, cellules génitales ; — *c. s.*, cellules sanguines ; — *ent.*, entoderme ; — *l.*, cavité viscérale ; — *mes.*, mésoblaste ; — *pr. ent.*, protentoderme ; — *r. amn.*, repli amniotique ; — *s. cœl.*, sacs cœlomiques ; — *se.*, membrane séreuse ; — *s. n.*, système nerveux ; — *vit.*, vitellus.

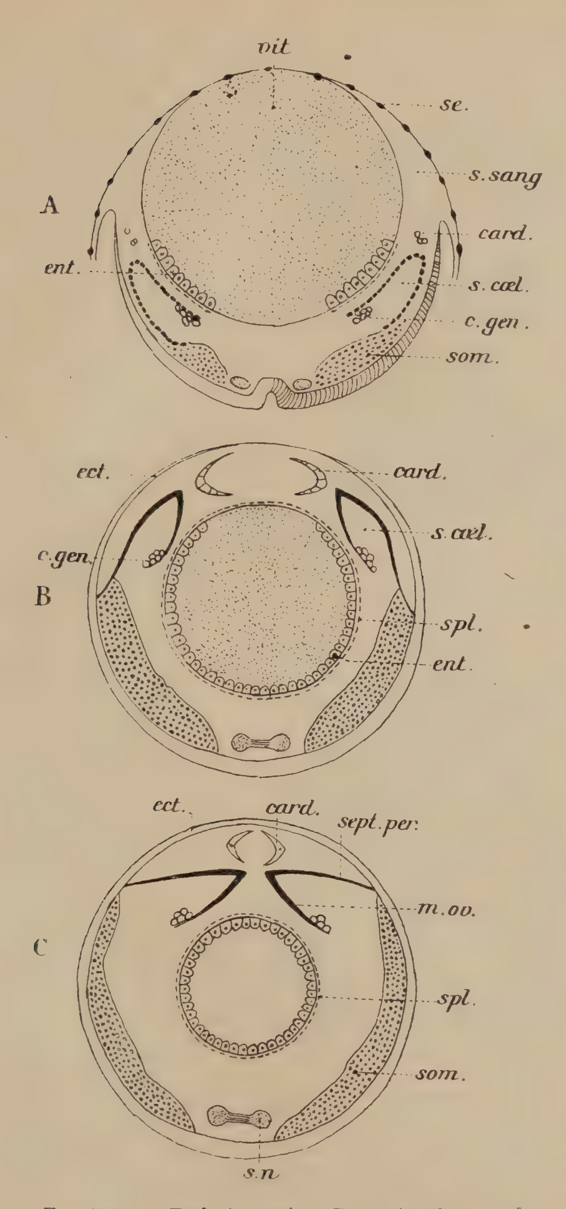


FIG. 248. — *Evolutio gemina. Formation des organes.*

Accroissement des feuillets dans le sens dorsal et ascension des sacs cœlomiques vers le dos. Trois stades successifs, A. B. C. schématiques, d'après HEIDER (lettres changées).

card., ébauche cardiaque ; — *c. gen.*, cellules génitales ; *ect.*, ectoderme revêtant le dos ; — *ent.*, entoderme ; — *m. ov.*, repli ovarien ; — *s. cœl.*, sacs cœlomiques ; — *som.*, lame somatique ; — *sn.*, système nerveux ; — *spl.*, lame splanchnique; — *se.*, membrane séreuse ; — *sept. per.*, septum péricardique ; — *s. sang.*, sinus sanguin ; — *vit.*, vitellus.

tives qui gagne peu à peu le pôle dorsal (A. C. fig. 248). L'ectoderme épaissi des bandelettes germinatives fournit ensuite le système nerveux et les ébauches des membres (avec le concours du mésoderme pour ces dernières). Les somites placés d'abord de part et d'autre de la ligne médiane remontent sur les côtés en se dirigeant vers la ligne médiane dorsale auprès de laquelle ils arrivent finalement en se plaçant au-dessous du cœur, constitué par des éléments cellulaires spéciaux, émigrés de leur angle dorsal (A. C. fig. 248). Pendant ce mouvement les somites se sont ouverts par leur angle ventral dans des lacunes situées entre l'entoderme et les cellules mésoblastiques des bandelettes germinatives. Ils ont fourni à l'entoderme d'une part, à l'ectoderme de l'autre, les lames splanchnique et cutanée d'où sortiront le revêtement conjonctif de ces feuillets et le système musculaire. Le processus de différenciation et d'accroissement se fait donc dans un seul sens, suivant les deux moitiés droite et gauche à partir de la ligne médiane ventrale jusque au pôle opposé de l'œuf. Il est très heureusement caractérisé par l'expression de Von Baer, car il consiste dans une évolution paire ou géminée, l'accroissement, la différenciation et la migration des parties s'effectuant dans la seule direction ventro-dorsale.

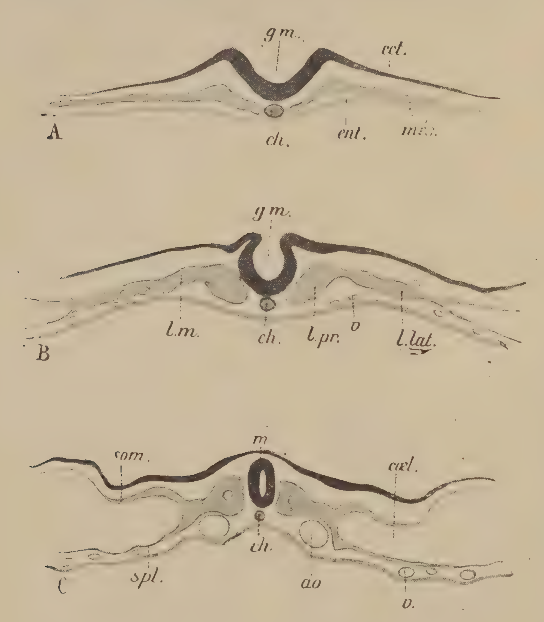


Fig. 249. — *Evolutio bigemina.*
Premiers stades. Coupes d'embryon de Poulet. schématique.
A, B, C, accroissement des feuillets, fermeture de la gouttière médullaire.
ao., aorte ; — *ch.*, chorde ; — *cœl.*, cœlome ; — *ect.*, ectoderme ; — *ent.*, entoderme ; — *g. m.*, gouttière médullaire ; — *l. lat.*, lame latérale ; — *l. m.*, lame moyenne ; — *l. pr.*, lame protovertébrale ; — *m.*, moelle ; — *més.*, mésoderme ; — *som.*, somatopleure ; — *spl.*, splanchnopleure ; — *v.*, vaisseau.

Chez les Vertébrés l'évolution s'effectue dans deux directions opposées, à partir de la chorde dorsale prise comme axe. Au-dessus de la chorde la plaque nerveuse se relève sur ses bords qui s'accroissent du côté dorsal sur lequel ils finissent par se souder. Les somites mésoblastiques suivent l'ébauche nerveuse dans ce mouvement et se placent dorsalement par rapport au plan horizontal mené par la chorde dorsale (fig. 249 A. B. C.).

Toute la plaque latérale du mésoderme qui est restée insegmentée et forme dans le feuillet moyen un territoire spécial dont on ne trouve pas l'équivalent exact dans les autres bilatéraux segmentés, se clive en deux lames, fibro-cutanée et fibro-intestinale, entre lesquelles s'étend le cœlome qui ne remonte jamais au-dessus de la chorde. Au-dessous de cette dernière il se passe un phénomène analogue à la fermeture de la moelle car, quoique le mécanisme de la formation des parois ventrales et de l'intestin ne s'effectue point par un simple reploiement et une fermeture comme pour la gouttière médullaire, leur différenciation ultérieure, et notamment la pénétration dans la somatopleure ventrale, de ce que l'on appelait autrefois les produits des protovertèbres (muscles, nerfs, squelette), s'accomplit régulièrement de haut en bas, du dos au ventre dans les deux moitiés latérales et s'achève par leur rencontre sur la ligne médiane ventrale (fig. 250 F.). Le processus de prolifération et d'extension des feuillets qui se fait chez les Arthropodes dans une seule direction, du côté dorsal, s'effectue donc ici

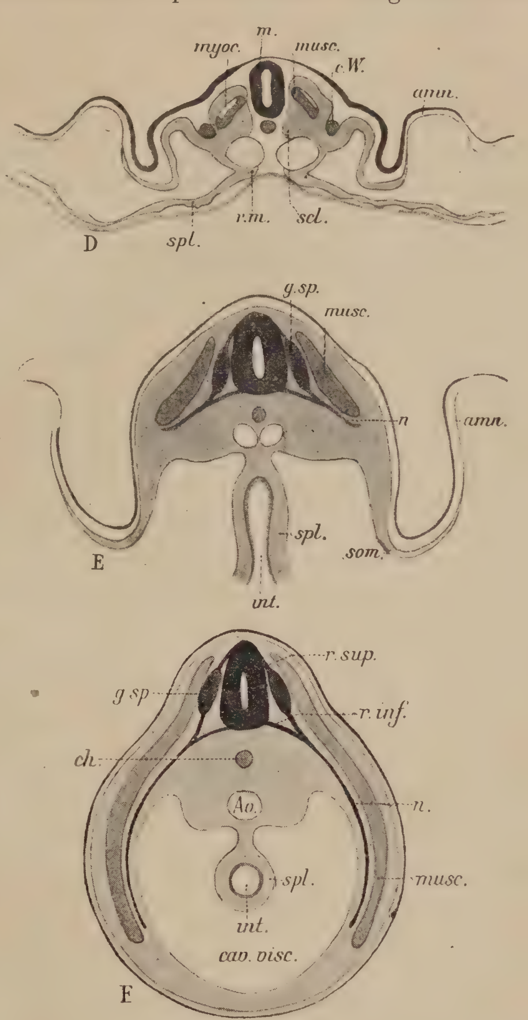


Fig. 250. — *Evolutio bigemina. Stades plus avancés. Coupes d'embryon de Poulet*, schématique.

D, E, F, reploiement en dessous et fermeture des feuillets du côté ventral, extension des muscles dans la paroi ventrale primitive.

amn., amnios ; — *ao.*, aorte ; — *cav. visc.*, cavité viscérale ; — *ch.*, chorde ; — *c. W.*, canal de Wolff ; — *g. sp.*, ganglion spinal ; — *int.*, intestin ; — *m.*, moelle ; — *musc.*, muscles ; —*myoc.*, myocèle ; — *n.*, nerf ; — *r. inf.*, racine inférieure ; — *r. m.*, repli mésodermique pour former le mésentère ; — *r. sup.*, racine supérieure ; — *scl.*, sclérotome ; — *som.*, lame somatique ; — *spl.*, lame splanchnique.

dans les deux directions contraires, il est bigéminé. Ce mode de développement a été négligé par la suite lorsque d'autres préoccupations sont venues à l'esprit des embryologistes, lorsque par exemple ils ont cru trouver, soit dans la théorie de la gastrula, soit dans celle du cœlome, la clef des formes animales, mais, si l'on réfléchit que ces deux théories ont en somme abouti à une impasse comme le dit Keibel (1913, p. 390), on admettra volontiers que l'on puisse revenir à cette manière de désigner les processus essentiels de l'embryogénèse et cela d'autant mieux que la marche du développement ainsi caractérisé explique non seulement l'ordre de superposition des organes, mais encore bien des détails de leur structure. Il n'y a pas lieu non plus de retenir contre cette manière de voir l'opinion de Semper (1875-77), qui crut trouver dans l'embryon des Annélides un cordon cellulaire représentant la chorde dorsale, car ce cordon, lâche, n'est point comme la chorde des Vertébrés l'axe de l'accroissement des parties, qui s'effectue, comme chez les Arthropodes, suivant le mode géminé, et par suite il ne se forme jamais d'épisome et d'hyposome, le développement des somites est tout autre par rapport au cœlome et aux autres organes que chez les Vertébrés et toute l'anatomie définitive des deux groupes est par là même très différente comme on va le voir.

L'architecture des Vertébrés est en rapport étroit avec leur évolution bigeminée. Et l'un des premiers résultats de celle-ci est la division de leur corps en deux parties superposées : 1° l'épisome, dorsal, comprenant la moelle épinière, les muscles dorsaux et les parties du squelette axial situées en dessus de la chorde ; 2° l'hyposome, ventral, comprenant la paroi latéro-ventrale du corps avec ses muscles, son squelette, ses nerfs et le tube intestinal avec ses annexes. Entre la paroi du corps et l'intestin s'étend le cœlome qui ne dépasse jamais en dessus la chorde dorsale, car les cavités connues sous le nom de myocèles et qui communiquent temporairement avec le cœlome, sont vraisemblablement artificielles, résultant de la rétraction des parois des myotomes formés de lames épithéliales faciles à séparer l'une de l'autre suivant leur accollement, lorsque la hauteur de leurs cellules est diminuée par l'action coagulante des réactifs. Il est à peine besoin de faire ressortir l'importance de cette subdivision du corps en deux parties, l'une dorsale et gardant d'une façon presque parfaite la métamérie primitive,— comme l'indiquent sinon les muscles, du moins le squelette axial et les nerfs, si importants pour décider cette question, — l'autre ventrale, où la métamérie est complètement bouleversée par des glissements de régions entières, entraînant avec elles leurs nerfs qui forment des troncs volumineux n'ayant plus rien de la métamérie primitive.

La ligne à partir de laquelle se fait l'accroissement et l'enveloppement des feuillets n'est pas située comme chez les Arthropodes à la surface ventrale, mais elle est enfoncée dans l'épaisseur même de l'embryon, entre les deux feuillets primordiaux. L'axe du corps qu'elle représente n'est point simplement un axe idéal, une ligne géométrique sans dimensions, c'est une tige de grandeur déterminée sur laquelle s'appuient en quelque sorte les feuillets dans leurs mouvements inverses, et cette tige, masquée ou même remplacée par des tissus développés autour d'elle constituera toujours l'axe réel, fonctionnel de l'individu. La double

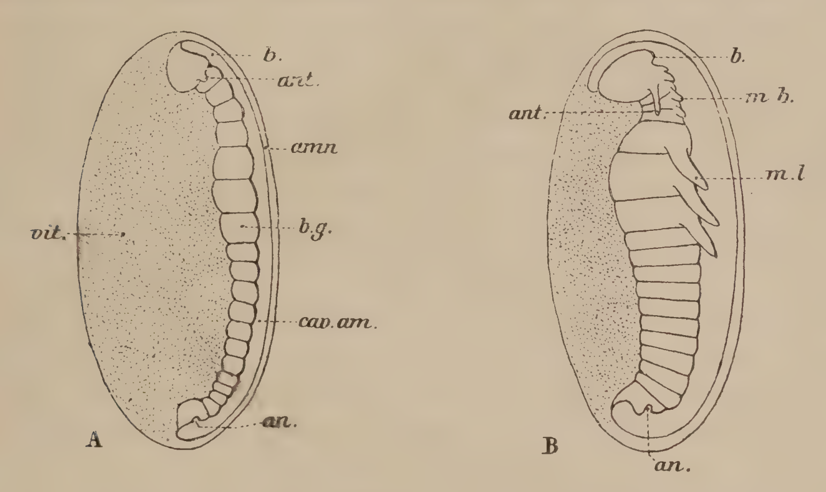


Fig. 251. — *Deux stades successifs d'un embryon d'Insecte, vus de profil.*
A, B, deux stades successifs, schématiques, d'après Heider.
amn., amnios ; — *an.*, anus ; — *ant.*, antenne ; — *b.*, bouche ; — *b. g.*, bandelettes germinatives ; — *cav. amn.*, cavité amniotique ; — *m. l.*, membres locomoteurs ; — *m. b.*, membres buccaux ; — *vit.*, vitellus.

poussée en sens inverse explique en même temps une disposition anatomique des Vertébrés qui a donné lieu à des discussions innombrables, c'est-à-dire le fait que le système nerveux est chez eux tout entier du même côté du tube digestif, tandis qu'il est traversé par ce dernier chez les Arthropodes. Chez ces derniers en effet où le corps est formé par un enveloppement du vitellus s'effectuant d'un seul côté autour de l'entoderme, les bandelettes germinales qui doivent donner, avec le système nerveux, les organes sensoriels céphaliques placés forcément en avant des membres masticateurs, dépassent largement en avant le tube digestif qui est obligé de les traverser pour s'ouvrir à la face ventrale (voy. fig. 251).

Chez les Vertébrés au contraire où le tube digestif et le système ner-

veux sont entièrement rejetés de part et d'autre de la chorde dorsale, il n'était pas besoin d'une semblable perforation. Le système nerveux reste tout entier dans l'épisome et le tube digestif dans l'hyposome, de telle sorte qu'il n'y a jamais, en aucun point, entrecroisement de ces deux systèmes.

L'accroissement et la différenciation de l'embryon suivant son axe longitudinal, bien que n'ayant pas l'importance capitale de ceux qui s'effectuent dans le sens transversal, ont cependant des conséquences très importantes sur la constitution définitive du corps. Leur étude, chez les Vertébrés, a montré l'erreur commise par ceux qui ont voulu étendre la métamérie jusqu'à l'extrémité du museau et considérer la tête comme un tronc transformé et adapté à des fonctions spéciales. On sait maintenant qu'il faut distinguer dans la genèse de l'embryon des phases successives donnant naissance chacune à une partie différente du corps. La première, répondant à la gastrulation, donne la partie située en avant de la chorde et comprenant le cerveau antérieur avec les organes olfactifs et optiques, la fossette buccale et les organes qui y sont annexés, c'est-à-dire la portion du corps dénommée parfois acromérite ; cette phase peut être désignée sous le nom *d'acrogenèse*. La seconde s'accomplit pendant la fermeture excentrique du blastopore, elle engendre la partie chordale de la tête et du cerveau jusqu'au ganglion du vague inclus. Elle mérite d'être appelée *céphalogénèse*, bien que la tête comprenne le plus souvent, en plus, une portion variable de la zone suivante. Celle-ci, qui est le produit de la prolifération intense d'une partie du germe située au pourtour antérieur et latéral de ce qui reste du blastopore, engendre le tronc avec tous ses organes et dont les premiers métamères s'annexent à la seconde région pour fournir avec elle la tête définitive. Cette dernière phase peut être désignée sous le nom de *notogenèse* ou formation du dos, en sous-entendant que l'on comprend sous ce nom tout le tronc et toute la queue. Cette distribution de l'activité formatrice du germe a été bien étudiée par A. Brachet (1914, 1921), qui a bien fait ressortir son importance dans la question de la morphologie de la tête et de son opposition avec le tronc (1921, p. 182). Cette opinion est tout à fait justifiée, et bien qu'une zone de croissance appositionnelle jouant un rôle dans la formation d'une grande partie du corps se trouve ailleurs que chez les Vertébrés, il n'est pas douteux que la présence des trois phases indiquées ci-dessus ne soit un caractère très particulier de ces animaux.

L'opposition du développement exprimée par les évolutions géminée et bigeminée ne se borne pas simplement à établir l'ordre de superposition des organes et à donner ainsi les traits caractéristiques des embranchements comme les comprenait Cuvier, mais elle entraîne

en même temps, dans la constitution des organes, des différences non seulement topographiques, mais s'étendant jusque sur la structure intime et l'histologie. La chorde dorsale en effet est non seulement l'axe autour duquel s'est fait le double mouvement constructeur, mais elle est en même temps, l'axe de soutien du corps ; elle devient le centre de formation du squelette interne ou axial qui est un système de soutien absolument particulier aux Vertébrés et le seul exemple de squelette interne ayant en même temps le privilège d'être vraiment l'axe du corps. Ce squelette axial influe grandement sur la composition du système musculaire, parce qu'il se comporte toujours vis-à-vis de ce dernier comme un système de leviers placés dans son épaisseur au milieu même des muscles qui s'attachent à lui par du tissu conjonctif. De là une structure spéciale des muscles dans lesquels entre toujours une très grande proportion de tissu conjonctif qui se glisse entre chaque fibre et qui forme en outre les aponévroses, organes de contention autant que d'insertion musculaire et les tendons. Ces derniers, points d'application d'une infinité de fibres musculaires, sont comme le résumé de cette charpente conjonctive intérieure si importante pour la contraction musculaire dont il a été parlé plus haut (p. 457). En un mot le muscle d'un Vertébré est bien différent de celui d'un Arthropode par sa richesse en tissu conjonctif et par une foule de particularités qui en découlent. Il est clair par exemple que le tissu conjonctif, éminemment riche en eau, si développé chez les Vertébrés, à cause de son mélange intime avec les fibres musculaires, exige, pour être entretenu de grandes quantités de ce liquide et une nutrition réglée pour les lui procurer. Chez les Arthropodes l'enveloppe externe chitineuse peut jouer en nombre de points le rôle dévolu chez les Vertébrés aux aponévroses de contention, elle sert aussi à l'insertion des fibres musculaires qui s'attachent à sa face interne soit directement, soit sur les expansions qu'elle envoie dans l'épaisseur du corps. Mais dans les deux cas les fibres n'aboutissent point à un tendon vrai. Ainsi s'explique l'absence presque totale, chez les Arthropodes, de la partie fibreuse du tissu conjonctif qui, en dehors des formations cellulaires nutritives, telles que les corps adipeux, les éléments migrateurs ou les parties correspondantes, est réduit à de minces lames comparables aux vitrées des Vertébrés.

La constitution des membres dans les deux groupes n'est pas non plus sans relations avec l'évolution géminée ou bigéminée du corps. Chez les Arthropodes en effet les membres sont des formations très précoces, très étroitement liées aux organes axiaux les premiers formés, et qui gardent toujours des relations assez étroites avec eux, justement à cause de cette apparition précoce. Ces membres ne sont donc jamais déplacés

et notamment ne peuvent jamais arriver sur la face dorsale ; aussi, lorsqu'un membre dorsal devra se former, comme l'aile chez les Insectes, ce sera une création nouvelle et jamais la transformation d'un membre préexistant. Chez les Vertébrés au contraire les membres sont plus tardifs et au lieu d'être étroitement rattachés aux premiers organes formés, le névraxe et les myotomes, réunis chez eux dans l'épisome, ils prennent naissance dans l'hyposome, cette partie si sujette aux déplacements des organes qu'elle renferme et qui prend chez les Amniotes un développement assez étendu pour arriver jusqu'à peu de distance de la ligne médiane dorsale. C'est pourquoi, bien que les membres soient habituellement ventraux dans la plupart des Vertébrés, certains d'entre eux pourront prendre une situation très dorsale et se transformer en ailes à insertion toujours élevée.

Il ne serait pas difficile de citer d'autres exemples de divergence dans les organes correspondants des deux groupes et qui doivent sans doute leur origine, en partie au moins, au mode d'évolution. D'autres facteurs ont aussi exercé leur influence, et notamment les propriétés histogénétiques spéciales que l'on observe dans des groupes différents, les uns présentant par exemple de la chitine comme substance de soutien, les autres de la substance collagène simple ou minéralisée ; mais il est certain que la présence d'un squelette interne central est d'une importance capitale, et ce que nous en avons dit doit inciter à des recherches nouvelles pour mieux préciser encore toutes les conséquences qu'elle peut avoir.

Ces détails montrent bien l'influence de l'accroissement sur la formation des phylums et leur connaissance atteste la profondeur des vues de von Baer, que confirment encore d'autres exemples. Lorsque dans la larve bilatérale des Echinodermes se forme le corps de l'animal définitif, la prolifération des parties qui constituent ce dernier, va bien s'effectuer réellement suivant des rayons distincts et le mot *evolutio radiata* exprime bien le caractère de cette prolifération. Dans la larve trochophore des Mollusques la première indication du type de ces animaux est donnée par ce fait que la portion ventrale de la région moyenne de la trochophore, comprise entre les deux couronnes de cils, va s'accroître d'une manière prépondérante pour former le pied, et la forte saillie de ce dernier par rapport aux autres parties entraînera des modifications plus ou moins considérables des autres organes. Ce ne sera point à vrai dire une simple évolution contournée, car le contournement de la masse viscérale n'est pas le phénomène essentiel et peut même manquer. Mais c'est à coup sûr une évolution dans laquelle la prolifération localisée d'une partie déterminée de la larve joue un rôle capital.

A côté des grands mouvements d'accroissement dont il vient d'être parlé, et qui ont déterminé de bonne heure la constitution du type phylétique, il se produit dans ce dernier de nouvelles différences d'ordre secondaire qui ne changent point sa constitution fondamentale, mais qui, en développant d'une manière spéciale telle ou telle région ou certaines ébauches, conduisent à la formation des types secondaires. Ces changements portent surtout sur certaines régions comme celle des arcs viscéraux, et sur les ébauches des membres dont les différenciations ont une influence considérable sur la physionomie de l'embryon. Ainsi les arcs viscéraux qui s'étendent assez loin en arrière de la limite postérieure du crâne chez les Séalciens (voy. fig. 240), sont au contraire tous rassemblés sous le crâne chez les Téléostéens. Chez les Amphibiens, se conformant à l'accroissement particulier du pharynx dans le sens transversal, ils sont distribués d'une tout autre façon et au lieu d'être alignés d'avant en arrière sur les côtés du cou, ils sont disposés transversalement de dehors en dedans, le premier étant le plus en dehors (fig. 252). Ces divers arrangements des arcs s'observent dès le début de leur formation, avant toute différenciation de leur part, et sont en rapport évident avec l'accroissement des parties où ils se trouvent. Comme à ce moment le mésenchyme est encore peu développé, cet accroissement doit être rapporté principalement aux épitheliums, soit à celui du pharynx, soit à l'ectoderme. Ce dernier paraît d'ailleurs jouer un rôle important dans la production de la forme générale, qu'il limite et maintient dans certaines conditions. En effet si l'on remarque que dans beaucoup d'embryons la queue est déjà distincte et pourvue d'une forme suffisamment définie, avant même que les protovertèbres, qui en formeront une partie considérable plus tard, soient différenciées, il semble bien que l'ectoderme impose à ces protovertèbres les limites de leur taille, et conditionne ainsi la forme de la queue. Il faut remarquer en outre, à ce point de vue, que la première apparition des nageoires impaires dans la queue des Ichtyopsidés est

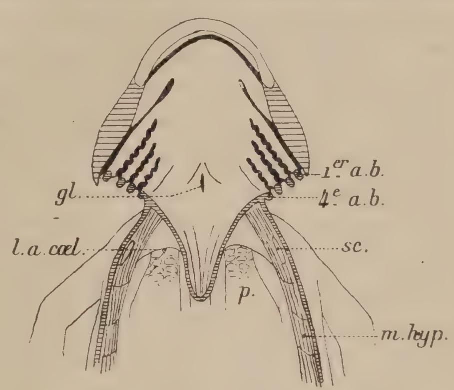


FIG. 252. — *Coupe frontale de l'extrémité antérieure d'un Axolotl pour montrer l'arrangement transversal des arcs branchiaux.*

1er *a. b.*,... 4e *a. b.*, premier, quatrième arcs branchiaux ; — *gl.*, glotte ; — *l. a. cœl.*, limite antérieure du cœlome ; — *m. hyp.*, muscles hypobranchiaux ; — *p.*, poumon ; — *sc.*, scapulum.

due à un simple repli ectodermique, d'abord dépourvu de tout mésenchyme, de sorte que on ne peut dénier à l'ectoderme une grande importance dans le modelage des parties. Il est tout naturel de rappeler à ce propos le rôle de l'épithélium des germes adamantins dans le modelage de la couronne des dents.

Mais dans d'autres ébauches plus tardives, comme celles des membres des Tétrapodes, la part prise par l'ectoderme au modelage des parties est évidemment subordonnée à celle du précartilage qui donne par son accroissement spécial les orientations des membres et les angles que font entre eux leurs différents segments. Néanmoins comme l'ectoderme, dans ces ébauches, est encore épais au moment où se produisent les premiers changements de forme du précartilage, il est bien évident qu'il entre aussi en jeu par une activité propre, loin de subir un simple étirement passif. Cet exemple montre bien la multiplicité des phénomènes qui se passent dans l'accroissement chez les embryons jeunes et la difficulté de rapporter exactement à chacun de ces phénomènes la part qui lui revient.

De même que l'ordonnance primitive des arcs viscéraux caractérise de bonne heure les Sélaciens, les Téléostéens, les Amphibiens, de même le développement ultérieur de ces arcs différencie de bonne heure les subdivisions de ces types et la forme définitive des branchies, si différente parmi eux, s'indique de très bonne heure par le développement prépondérant ou au contraire réduit de l'une ou de l'autre de leurs parties. Ainsi le diaphragme branchial si important chez les Sélaciens manque chez les Téléostéens, le squelette branchial très développé chez les Sélaciens en général est au contraire faible chez les Torpilles et chez les Amphibiens anoures.

4° **Précocité de l'apparition de la forme spécifique.** — Les formes des embryons résultant des causes que nous venons d'indiquer sont assez différentes dans les divers types pour permettre de les distinguer de bonne heure, et les embryons très jeunes des Ichthyopsidés permettent de reconnaître le plus souvent l'ordre auquel ils appartiennent (Dean).

Chez les Amniotes il n'en est pas tout à fait de même, parce que l'accroissement, dans tous les embryons de ce groupe, présente au début un même trait fondamental commun, à savoir une prépondérance énorme du développement de la partie dorsale, sus-chordale de l'embryon, qui dépasse si fortement l'accroissement de sa partie ventrale, que la première s'enroule autour de la seconde. Cet accroissement qui produit la courbure nuchale si marquée, amenant le front contre l'épigastre,

est lié sans doute au développement du système nerveux central et en particulier de sa région cérébrale qui l'emporte tant sur celui de ces parties chez les Ichthyopsidés. Mais il dépend doute aussi d'autres raisons. Comme on l'a vu la formation de la courbure nuchale est liée avec celle du cou, partie caractéristique des Amniotes ; elle est en rapport de même avec le faible développement et plus tard l'atrophie des arcs viscéraux. Comme d'autre part, dans beaucoup d'Amniotes inférieurs, le développement du système nerveux central n'est pas assez considérable pour entraîner à lui seul la courbure dorsale si marquée de leurs embryons, on voit que les conditions de cette forme embryonnaire spéciale, ne sont pas encore toutes parfaitement déterminées.

Quoiqu'il en soit, dès que ce stade, commun à tous les Amniotes, a été atteint, il ne tarde pas à être dépassé et l'embryon à revêtir dans chaque classe, voire même dans chaque ordre, des caractères particuliers qui permettent de le distinguer des autres. Ces différences, connues depuis bien longtemps et sur lesquelles j'ai insisté à diverses reprises, sont telles, qu'elles permettent, dans un grand nombre de cas, de reconnaître le genre et même l'espèce de l'animal. On reconnaît qu'un embryon appartient au genre *Homo* avant qu'une seule dent lait percé. Un embryon de Chat ou celui d'un Chien sont reconnaissables comme tels avant que leurs griffes et leurs dents qui caractérisent leurs genres aient percé. Il en est de même pour l'Agneau, le Chevreau, le Poulain, le Lapereau, le Souriceau, beaucoup d'Oiseaux, de Reptiles, d'Amphibiens et de Poissons, parce que les proportions des parties, qui constituent le caractère spécifique le plus sûr, sont reconnaissables avant l'achèvement des détails de la structure qui caractérisent le genre (L. Agassig). Rien ne montre mieux l'importance de la forme dans la détermination des êtres, car il est bien visible dans tous les exemples précédents qu'elle seule peut être invoquée, puisque les caractères de coloration, des appendices tégumentaires ou des dents, si utilisés dans la nomenclature, n'existent pas encore. Cette forme est due tout entière à l'accroissement relatif des parties, et en particulier des membres dont la disposition joue un si grand rôle dans la caractérisation de l'animal.

Le rôle de l'accroissement a d'ailleurs été signalé à diverses reprises. D'Arcy W. Thompson (1917) a beaucoup insisté sur la part qui lui revient dans la constitution des formes animales et il a montré que certaines de ces dernières dérivent uniquement d'un simple changement dans le système des coordonnées de leur accroissement qui passe d'un système orthogonal, par exemple, à un système oblique ou à des curvilignes

La forme ainsi comprise prend donc toute sa valeur au point de vue systématique, et cette valeur est bien justifiée puisque la forme repose tout entière à ce moment, sur les rapports essentiels des parties, sur le développement spécial de certaines ébauches, et qu'elle n'est point masquée par le développement exubérant de certaines parties superficielles qui peuvent plus tard en changer les contours.

Les accroissements des ébauches ou des régions qui déterminent la forme se produisent dans l'ontogenèse d'une manière indépendante les uns des autres, et sans aucune corrélation entre eux, bien que ces corrélations s'établissent et prennent une importance considérable par la suite, dès que l'animal met en jeu ses appareils. C'est ainsi que l'on peut voir de nombreux arrêts de développement locaux amenant la disparition plus ou moins complète d'un organe ou même d'une région, sans que le reste du développement en soit aucunement troublé. Il suffit de citer à ce propos les monstres anencéphales ou bien les ectromèles. La disparition de certains organes peut même être complète sans que pour cela d'autres organes liés avec les absents soient forcés de disparaître. Ainsi on a observé des Chiens ectromèles, dépourvus de tout vestige du squelette du membre postérieur, et dont le bassin était normalement constitué. Cette indépendance des parties est caractéristique de l'ontogenèse et montre bien que celle-ci diffère profondément de la phylogenèse en ce que c'est une construction dans laquelle chaque partie s'édifie pour son compte et sans s'occuper du développement des parties voisines, tandis que dans la phylogénèse les parties, toujours liées entre elles, ne pourraient se développer que corrélativement et dans une dépendance absolue.

5° **Rôle organogénique du développement ; les falsifications.** — Tout ce qui se trouve chez l'animal achevé tire sa source du développement, mais il faut préciser ce que l'on entend par ce dernier mot, c'est-à-dire fixer jusqu'à quelle époque de la vie le mot développement peut être appliqué aux changements qui surviennent dans les êtres. A la réflexion il apparaît que tous les faits essentiels de la structure tirent leur origine de l'ontogénèse, c'est-à-dire du développement effectué dans l'œuf avant l'éclosion, du moins chez les Vertébrés. Les seules choses qui peuvent s'ajouter à la structure après cette dernière n'ont qu'une importance secondaire et consistent surtout dans des différences de la forme extérieure dues à l'augmentation de volume de certaines parties ou bien au développement d'appendices tégumentaires d'ordres variés.

Les grands changements structuraux sont beaucoup plus précoces. On a vu par exemple que l'orientation du membre antérieur des Tor-

tues précède le développement de leur carapace, que la formation du pré-cartilage précède celle des groupes musculaires qui s'attacheront ensuite aux os et que le développement de ces groupes musculaires est absolument subordonné à celui du squelette. Une disposition anatomique encore plus importante, celle qui consiste dans la présence du cou, avec toutes les conséquences qui s'y rattachent, n'a pu se produire qu'à une période précoce de l'ontogénèse, puisqu'elle exige le glissement en avant d'un nombre variable de protovertèbres et plus tard l'accroissement d'une partie spéciale de la paroi ventrale, entraînant des modifications considérables dans la constitution de l'appareil aortique. Des changements aussi considérables ne peuvent se réaliser que dans un embryon, et il est inutile de chercher dans des êtres achevés, si simples fussent-ils, comme des Urodèles par exemple, la possibilité de faire un cou d'Amniote.

A côté de ces grands faits anatomiques, il en est d'autres de beaucoup moindre importance et qui n'ont pu se produire aussi cependant que dans le cours de l'ontogenèse. Tels sont les soudures du pavillon des deux oreilles chez certains Chiroptères, la coalescence plus ou moins étendue et parfois manquante de leur queue et de leur membrane interfémorale ; la régression de la queue poussée si loin dans diverses espèces appartenant à des groupes caudés, etc., etc. Tous ces faits, qui servent le plus souvent à caractériser des genres, remontent aussi à une période reculée de l'ontogénèse et ne peuvent s'être produits au cours de la vie libre. Ainsi la soudure des oreilles ne s'est pas effectuée lorsque leurs pavillons étaient libres et saillants, mais au moment même de leur développement. Elle tient à ce qu'une bande du tégument comprise entre les deux pavillons a participé à leur accroissement et s'est soulevée en même temps qu'eux, en les réunissant ainsi sur une plus ou moins grande étendue. La liaison de la queue avec la membrane interfémorale s'est produite de la même manière, et la séparation de ces parties résulte de ce qu'à un moment donné chacune d'elles a subi un développement un peu différent de celui de l'autre.

Ceci conduit tout naturellement à la question des falsifications du développement. Ce terme même a été autrefois vivement critiqué par Carl Vogt (1885), et il semble bien qu'on en a singulièrement abusé. Lorsque dans un même groupe on voit des formes pourvues d'œufs petits, pauvres en vitellus et accomplissant leur développement sous la forme de larves libres, à côté d'autres dont les œufs volumineux, riches en vitellus, effectuent toute leur ontogénèse sous leur enveloppe ovulaire, on peut évidemment admettre dans ce dernier cas que la présence du vitellus nutritif a faussé le développement normal. Mais l'idée de falsi-

fication peut-elle être appliquée dans le cas de stades plus avancés ? Dira-t-on par exemple que les courbures des embryons d'Amniotes représentent une falsification du développement ? Si les différentes phases de l'ontogenèse répondaient réellement à des formes ancestrales, les embryons des Amniotes, au stade de la courbure nuchale, devraient être considérés comme un exemple très net de falsification du développement. Mais si l'on remarque que cette courbure est absolument indispensable à l'édification de leur structure définitive, que sans elle, par exemple, la formation du cou ne pourrait se réaliser, la falsification devient très douteuse et l'on peut se demander si jamais des embryons d'Amniotes ont existé sans courbure nuchale, représentant ainsi une phase ancestrale non modifiée.

Parmi les falsifications du développement l'une des plus fréquemment invoquée est l'accélération ou tachygenèse. Que faut-il entendre par là ? Faut-il croire que le développement embryonnaire va toujours se raccourcissant et se condensant en quelque sorte, faisant disparaître des stades conservés auparavant dans les ancêtres des animaux actuels. Cette question m'a longtemps préoccupé et je me suis demandé bien des fois si le développement d'un Oiseau ou d'un Crocodile du Crétacé pouvait différer sensiblement de celui des représentants actuels de ces groupes. Il me semble que la réponse doit être négative. Il y a des rapports trop étroits entre la structure de l'embryon et celle de l'adulte pour qu'à la constitution de ces Sauropsidés mésozoïques, qui ne différait en rien d'essentiel de celle de leurs représentants actuels, aient présidé des embryologies différentes. Sans doute on a dit que certaines ébauches, ne donnant pas lieu à des organes définitifs, disparaissaient seulement après un grand nombre d'années, et que les embryons d'Oiseaux par exemple, présentaient encore quelques traces des ébauches dentaires de leurs ancêtres, chez qui ces ébauches auraient été plus développées ; mais c'est une affirmation qui est encore à prouver. En tout cas pour des caractères anatomiques de haute valeur, comme les dispositions des arcs aortiques, du squelette axial, des grands viscères et des membres, il me paraît impossible qu'il y ait eu dans le développement des Vertébrés les plus anciens et celui des plus récents, aucune différence notable. On a été jusqu'à prétendre que le développement des arcs branchiaux de l'Homme, irait en s'effaçant de plus en plus, que leurs saillies seraient moins fortes, leurs poches branchiales moins profondes, etc. Mais comme le diamètre des arcs aortiques qui les parcourent ne peut être réduit à cause de leur rôle dans la circulation, comme les poches doivent toujours exister pour donner les glandes qui en dérivent, comme enfin les proportions relatives des arcs viscéraux de l'Homme

sont les mêmes que chez les Amniotes les plus inférieurs, il est bien certain que ces arcs ne présentent chez lui aucune trace de régression progressive, pas plus que chez aucun Amniote du reste, et qu'ils sont chez tous ces animaux ce qu'ils doivent être vu leur rôle.

6° **Applications de la loi biogénétique.** — Les applications qui ont été faites de la loi biogénétique au cas particulier de l'Homme, montrent bien le caractère métaphorique des comparaisons sur lesquelles elle s'appuie. Si l'on examine par exemple la série des formes ancestrales attribuées à l'Homme par HAECKEL, il est facile de voir que cette série est tout artificielle et qu'elle est constituée d'une manière absolument arbitraire.

La série de vingt-quatre formes ancestrales admise d'abord par HAECKEL (1), commence par huit stades répondant chacun à un organisme déterminé, que l'on peut à la rigueur considérer comme un anneau de la chaîne phylogénétique et qui sont : la monère, l'œuf, la morula, la blastula, la gastrula, le stade platode avec rein primitif, la cœlomula avec poche cœlomique, et la chordula pourvue d'une chorde dorsale. Les neuf stades suivants sont tous empruntés au groupe des Chordés et répondent aux formes suivantes : Prospondilia (larve d'Amphioxus) ; Archicrania (Ammocète), Prosélacien, Proganoïde, Palædipneuste, Stégocephale, Proreptile, Promammalien (Monotrême), Prodidelphe et Prochorié (Insectivore). Cette série n'est point anatomiquement continue, elle n'est pas formée de termes régulièrement plus compliqués et plus parfaits, mais bien d'êtres absolument divergents entre eux lorsqu'on les examine dans l'ensemble de leur structure et que l'on a sériés artificiellement en envisageant certains caractères seulement. L'Amphioxus est certainement en dehors de la série des Vertébrés (Voyez Morphologie, p. 591). L'Ammocète, larve limophage d'un animal semi-parasite, et qui est par toute sa structure un rameau collatéral du tronc Vertébré ne peut non plus être une forme originelle ; elle n'est mise là que parce que certains de ses caractères sont primitifs (colonne vertébrale purement chordale), et parce qu'elle manque de membres ce qui peut sembler un état primitif par rapport aux animaux qui en possèdent. Les Proganoïdes conduisent bien aux Téléostéens, mais les seuls points qui les rattachent aux autres Vertébrés sont les os de revêtement de leur crâne, leurs dents labyrintiformes comme celles de certains Amphibiens mésozoïques et enfin leurs nageoires, considérées à tort comme le

(1) Dans son dernier ouvrage « *Progonotaxis hominis* » (1908) HAECKEL en énumère trente-deux, mais comme ce nombre résulte simplement du dédoublement de quelques stades, sans rien changer à la méthode de construction de la série et à l'emploi des caractères choisis, il est inutile de prendre ce dernier exemple qui ne changerait rien à la discussion.

point de départ des membres des Tétrapodes. A part cela toute leur architecture (arcs branchiaux, cloisonnement du cœlome, ceintures), est ichtyenne et ne peut se continuer directement dans l'architecture des Amniotes.

Les Proreptiles sont représentés pour Haeckel par le genre *Hatteria* lequel est un Prosaurien dont le bassin a tous les caractères de celui des Lézards et s'oppose par là au bassin des Mammifères. Considérer les Monotrèmes comme des Promammifères paraîtra, après ce qui en a été dit plus haut, assez contestable. Ce sont évidemment des animaux trop spécialisés, trop jeunes géologiquement, pour pouvoir être regardés comme le début de la série des Mammifères. Le degré d'infériorité de certains de leurs appareils ne suffit pas à indiquer qu'ils doivent faire forcément partie des premiers anneaux de cette série, car on sait bien aujourd'hui qu'il y a un abîme entre le développement fonctionnel d'un appareil quelconque, et le développement phylétique de l'être qui en est porteur. Nous verrons plus loin à propos de la systématique la valeur qu'il faut attribuer aux Insectivores comme groupe initial. Les derniers stades de la série de Haeckel : Prosimiens, Platyrrhiniens, Catarhiniens, Anthropomorphes, Pithécanthrope et Homme, sont visiblement fondés non pas sur une série anatomique véritablement graduelle et complète, mais sur l'idée générale que l'on se faisait de la supériorité relative de ces différents groupes. Aujourd'hui les idées sont bien changées à cet égard, on ne songe plus guère à classer les Platyrrhiniens dans la série ancestrale de l'Homme et les auteurs les plus récents tendent même à écarter de cette série les Anthropomorphes pour rattacher directement l'Homme aux formes inférieures des Primates, aux Prosimiens (voyez p. 641).

L'erreur signalée dans la seconde moitié de la série ancestrale établie par Haeckel et qui consiste à prendre en considération seulement un organe ou un appareil à l'exclusion des autres, pour établir d'après lui une généalogie supposée, a été relevée depuis bien longtemps et a contribué à déconsidérer beaucoup les arbres généalogiques. Mais bien des auteurs qui ont renoncé à en construire n'en continuent pas moins à affirmer leur foi en la loi biogénétique tout en se gardant soigneusement de la matérialiser dans des schémas. Pour eux la loi biogénétique reste vraie parce que seule elle nous explique la présence dans le développement de stades sans autre signification possible que celle d'une répétition ancestrale.

La présence des arcs branchiaux chez les Mammifères est un des exemples les plus fréquemment cités d'organes inutiles et simplement représentatifs d'un lointain passé. Ce que nous avons dit sur le rôle

architectural de ces arcs répond suffisamment à cette manière de voir, mais il y a d'autres cas qui sont souvent invoqués en même temps que celui-ci et qu'il importe d'examiner. On trouve parmi les Crustacés quelques formes parasites qui présentent à l'état adulte une dégradation anatomique incroyable. Dans la plus remarquable de toutes, la Sacculine, l'adulte n'est plus qu'un appareil digestif ramifié dans toute l'étendue du corps de son hôte, et auquel sont annexées des glandes sexuelles. Celles-ci produisent des œufs qui effectuent un développement tout à fait comparable à celui des êtres libres du même groupe et donnent naissance à des larves munies d'appendices variés, d'organes des sens, d'un tube digestif. Mais à un moment donné ces larves qui menaient une vie indépendante, au lieu d'achever leur évolution comme les animaux du même groupe, c'est-à-dire d'accroître leur corps, d'augmenter le nombre de leurs appendices, de former une coquille et d'achever le développement de leurs organes sexuels, se fixent sur un hôte dont elles vont devenir parasites. Et à partir de ce moment elles subissent les régressions extrêmes dont nous avons parlé. On s'est étonné de voir ces parasites développer des organes de relation destinés à disparaître. Mais si l'on réfléchit que la possession de ces organes et le développement de formes larvaires compliquées sont des nécessités absolues pour assurer la diffusion de ces êtres, et même tout simplement la recherche de leurs hôtes, on s'aperçoit qu'il n'y a rien d'inutile ou de superflu dans le développement embryonnaire qu'ils suivent, que celui-ci, loin d'être causé par quelque souvenir ancestral est nécessité par la vie même de l'individu.

CONCLUSIONS

Le développement s'effectue toujours par épigenèse ; il va toujours du simple au compliqué, du général au particulier. Le développement des divers types de chaque phylum s'accomplit en partant d'ébauches identiques, ou si l'on veut de matériaux semblables, mais dont l'emploi est différent dans chaque classe et, ultérieurement, dans chacun des types en lesquels une classe se décompose. On a confondu le développement graduel, épigénétique des organes, avec le développement phylogénétique, parce qu'on a le plus souvent examiné le développement d'un seul appareil à la fois, sans prendre garde à celui des autres organes et surtout sans s'inquiéter de celui de l'ensemble qui est toujours très particulier loin d'être aisément sérié avec celui des formes du même groupe. Si on l'avait fait, on aurait jamais imaginé la théorie de la

répétition ancestrale, et l'on aurait vu dès le début la signification de l'ontogenèse.

Celle-ci consiste en des processus épigénétiques pour chacune des parties de l'embryon considérées isolément. Mais envisagée dans son ensemble elle se montre en quelque sorte indépendante de ces processus, ou plutôt elle les dépasse en y ajoutant quelque chose de propre, de spécifique, qui se manifeste de très bonne heure par la forme d'ensemble de l'individu. En effet bien loin que chaque état de l'embryon, pris à part, gouverne l'avenir, il est lui-même gouverné comme le disait von Baer (1828, p. 148). La forme initiale des arcs viscéraux, partout la même, n'indique rien de leur futur devenir, et celui-ci ne dépend pas non plus seulement des formes successives que ces arcs revêtent, mais aussi du développement de la région où ils se trouvent. L'accroissement des parties, différent pour chaque type, permet à l'être de faire avec des matériaux semblables des constructions différentes, et c'est lui qui différencie les types. C'est la forme en un mot, dans ce qu'elle a d'essentiel et de fondamental, et dégagée de toute superstructure, de toute ornementation, qui caractérise l'être. Cette domination de la forme s'exprime aussi bien dans le règne végétal, où elle est si manifeste dans le port de chaque plante et dans la constitution de la partie la plus stable de l'organisme végétal, c'est-à-dire de la fleur, que dans le règne animal où elle caractérise les types spécifiques ou types formels. Les mots types spécifiques doivent être pris dans un sens très large (voy. chap. III, p. 675). Ils désignent les grandes formes répondant à peu près aux familles ou aux sous-ordres de la systématique, et non les dédoublements qui en ont été faits pour donner la plupart des espèces actuelles.

L'édification de la forme est régie par l'hérédité. L'hérédité est une force invincible qui gouverne le développement des produits de la génération de manière à en faire toujours des êtres, sinon absolument identiques à leurs parents, du moins très voisins de ces derniers.

La précocité de l'apparition de la forme spécifique, qui remonte toujours à un moment où les différentes ébauches sont encore très près de leur état initial, ne permet pas d'admettre la répétition de formes diverses au cours de l'ontogenèse. Avant l'apparition de cette forme spécifique on ne constate qu'une forme générale commune à tous les êtres de la même classe, impersonnelle par conséquent, et qui ne peut à aucun degré répondre à une forme ayant vécu avec l'aspect qu'elle offre elle-même. Du reste il suffit de réfléchir aux nombreux exemples de formes typiques examinées dans cet ouvrage pour comprendre qu'elles ne peuvent se succéder régulièrement par transformation des unes dans les autres. Un embryon de Cétacé, même lorsque son membre antérieur n'est

pas encore une nageoire n'est pas pour cela comparable à un Mammifère quadrupède.

L'hérédité est donc une force dont l'action se limite au type spécifique, loin de s'étendre sur d'autres ou de leur emprunter quoi que ce soit.

C'est une erreur d'imaginer la concentration dans un type déterminé d'une foule d'hérédités diverses dont quelques-unes remonteraient jusqu'à des époques fabuleuses et qui ne cesseraient jamais d'agir. La divergence morphologique des types, aussi bien que leurs différences chimiques, attestées entr'autres choses par la nature si diverse de leurs substances de soutien, l'absence constante de traits véritablement empruntés à d'autres types dans les prétendus retours ataviques, montrent que la conception de l'accumulation dans un seul être de « sangs » si nombreux est absolument insoutenable.

L'hérédité était définie avant DARWIN et HAECKEL « la propriété de transmettre par voie de génération non seulement les attributs fondamentaux qui distinguent l'espèce, mais encore certains caractères particuliers des procréateurs. » Avec les transformistes l'hérédité a pris une ampleur inattendue et on est arrivé à lui attribuer aussi bien la conservation du stade gastrula dans l'ontogénie que celle des plus infimes détails anatomiques, comme la forme de parties bien limitées (lèvres, nez, etc.) ou certaines dispositions des poils. L'exemple le plus frappant de cet abus est donné en anatomie humaine où l'on a décrit une série d'anomalies structurales comme ataviques ou régressives, ce qui procurait à l'Homme, il y a quelques années, un pedigree invraisemblable dans lequel figuraient pour ainsi dire tous les Vertébrés connus, où, indépendamment des Poissons qui lui avaient donné ses arcs branchiaux, les Monotrèmes voisinaient avec les grands Singes, cela va sans dire, mais aussi avec les Ours, les Oiseaux, voire même avec les Serpents.

Aujourd'hui on est un peu revenu de ces péchés de jeunesse, mais pas encore suffisamment à notre avis. En réalité l'hérédité est bien ce que disait sa définition classique le pouvoir de transmettre aux descendants *outre les caractères de l'espèce* quelques traits particuliers des parents. Mais cette dernière partie de la définition n'a pas la même importance que la première. La transmission des caractères individuels n'est ni forcée ni continue. L'hérédité n'est pas nécessairement cumulative, elle tend au contraire, comme l'a fait remarquer entr'autres P. EM. CHAUFFARD, à maintenir l'espèce dans un état moyen, c'est-à-dire à rétablir l'équilibre que la maladie ou les accidents ont pu momentanément troubler. Sans cela il y a longtemps que les maladies ou les excès de tout genre auraient fait disparaître l'espèce humaine. Par état moyen

il ne faut pas entendre un état uniforme où toutes les différences auraient disparu par fusion des caractères particuliers — ce qui ne s'observe jamais —, mais bien la continuation de l'état précédent avec les nombreuses variétés qu'il comportait, et qui se retrouvent toujours même au sein d'une lignée commune.

L'hérédité, agissant sur des modèles généraux, « les embryons », de forme semblable parce qu'ils doivent donner lieu à des constructions de même type, exerce sur les diverses parties de chacun de ces modèles une action spéciale. C'est elle qui infléchit dans des sens divers les développements d'ébauches semblables en développant telle ou telle de leurs parties ou en la laissant dans l'ombre, en réglant l'accroissement relatif des organes ou des régions et en précisant ainsi la forme spécifique.

C'est dans ce sens que l'entendait von Baer lorsqu'il déclarait ne prendre position ni en faveur de la théorie de l'épigenèse, ni pour celle de la préformation, mais se tenir entre les deux. Il savait bien que la préformation est anatomiquement insoutenable, mais il faisait remarquer aussi que chaque état de l'embryon envisagé en lui-même ne gouverne pas l'avenir mais est gouverné, et il résumait sa pensée dans cette phrase caractéristique (p. 148). « L'essence (l'idée d'après la nouvelle école) de la forme procréante gouverne le développement du fruit. »

Le mot « essence » paraîtra à beaucoup entaché de métaphysique. On peut cependant l'employer ici pour désigner cet ensemble de propriétés et de formes que possède chaque type spécifique et qui le fait reconnaître comme un individu naturel incontestable à cause de son indépendance, de la place qu'il occupe dans la nature, de son rôle et de sa durée.

L'évolution du germe est dirigée par l'hérédité et maintenue dans certaines limites qui ne peuvent être dépassées et qui doivent d'autre part être atteintes. De même qu'un boulet lancé par un canon et qui devrait arriver à un point fixe étant données les conditions de son lancement, est cependant dévié d'une manière parfois très sensible par de multiples conditions imprévisibles telles que les circonstances atmosphériques, l'état de la poudre, du projectile ou de l'âme du canon, de même aussi le développement de l'embryon est en quelque sorte lancé par l'hérédité dans une direction fixée d'avance, de part et d'autre de laquelle il ne peut s'écarter que dans une très faible mesure. Tout œuf qui a commencé son développement n'est certes pas assuré de le mener jusqu'au bout ; innombrables sont les cas où par le défaut d'une ou de plusieurs des conditions nécessaires, le développement s'arrête et où l'embryon meurt. Mais tous les embryons qui arrivent à l'éclosion n'ont pu le faire qu'à la condition expresse de répéter à peu de chose

près le développement de leurs prédécesseurs et s'il est faux de dire que l'embryon est préformé dans l'œuf, il le serait tout autant de prétendre qu'il n'est pas déterminé à l'avance et que son développement n'est que le résultat des conditions extérieures ou intérieures (autres que l'hérédité) que l'oeuf a rencontrées avant d'arriver à donner un être achevé. L'insuccès complet des innombrables tentatives faites pour modifier d'une manière sensible le développement des embryons en est une preuve éclatante (Henneguy, 1913).

De nombreux physiologistes repoussent cette conception de l'hérédité qu'ils regardent comme purement métaphysique et rattachent les effets attribués d'habitude à l'hérédité à l'action de causes extérieures dont le résultat est complexe et divers parce qu'elles agissent sur des parties vivantes, ayant déjà elle-même une constitution plus ou moins compliquée. C'est la théorie des causes actuelles (Y. Delage 1895). Pour ces biologistes l'individu n'est pas plus préformé dans l'œuf que la propriété de tomber en cascade ou de faire tourner la roue d'un moulin n'est préformée dans l'eau. C'est oublier que l'eau n'est pas un être vivant, un système clos astreint à se comporter d'une certaine manière ou à périr, mais un corps inerte qui se prête à la forme de tous les récipients qui peuvent le contenir, et n'agit sur eux qu'en raison de ses propriétés physico-chimiques générales, sans rien apporter de personnel comme c'est le cas pour les êtres vivants.

Si ces derniers étaient, comme le pense le transformisme, en voie de changements perpétuels et illimités, on pourrait imaginer que ces transformations dépendent des causes actuelles, et l'on pourrait évidemment admettre cette conception de l'hérédité. Mais il n'en est rien. Les types d'organisation (voy. p. 675) persistent avec une incroyable fixité à travers les temps les plus longs et les viscissitudes les plus considérables, et il est le plus souvent impossible de rattacher leur apparition ou leur disparition à des causes actuelles. De plus on verra plus loin (p. 611) que les êtres vivants ne sont pas de simples combinaisons de parties individuellement modifiables sous l'action de causes extérieures, mais bien des véritables systèmes équilibrés et coordonnés dont les interactions supposent un lien interne puissant.

Cependant ces dernières années la découverte de certaines substances agissant énergiquement sur le développement post-embryonnaire et le fonctionnement de certains organes a donné une vive impulsion à la théorie des causes actuelles (Gley, 1917). On sait en effet que la sécrétion thyroïdienne seule ou aidée par celles du thymus, des glandes génitales et de l'hypophyse, tient sous sa dépendance le développement du squelette et celui des tissus conjonctifs en général. De même

les sécrétions des glandes génitales font apparaître au moment de la puberté les caractères sexuels secondaires. On a donné à ces diverses substances le nom de *morphogènes*.

Mais si tous ces produits et d'autres encore tels que l'alcool, divers virus pathologiques, etc., etc., ont une action considérable sur la nutrition des tissus et par suite sur les organes qui en sont formés, on ne peut pas cependant leur attribuer la genèse des formes qui caractérisent les types. En effet si importante que soit l'absence de la sécrétion thyroïdienne, elle ne modifie cependant ni l'orientation des membres, ni la forme essentielle de leurs os ou les rapports des angles que ceux-ci forment entre eux. Elle ne change point du tout le type spécifique et ne fait pas de l'être chez qui on l'observe une espèce nouvelle, mais simplement un individu malade et mal constitué. Il y a d'ailleurs beau temps que la forme spécifique est déjà fixée au moment où ces substances peuvent agir, puisqu'elle succède immédiatement au stade de la courbure nuchale dans lequel la thyroïde n'a pas encore acquis sa structure propre. Quiconque connaît la netteté des types spécifiques, leur durée, le succès avec lequel ils résistent à tant de tentatives faites pour les modifier, conçoit difficilement que la formation de tels types puisse dépendre du hasard de la rencontre des mille facteurs invoqués pour l'expliquer, et parmi eux des sécrétions internes. Tous ces facteurs sont des conditions de la morphogénèse, ils n'en sont pas la cause.

A l'appui de cette manière de voir, déjà soutenue par HENNEGUY, 1913, p. 327, on peut citer encore ces quelques lignes empruntées à l'embryologie des Vertébrés de A. BRACHET (1921, p. 5).

« Il est vrai qu'on a prétendu, et que certains prétendent encore, que les causes vraies des aspects que revêt le germe au cours du développement embryonnaire, n'ont pas leur source en lui, mais sont le résultat des interactions existant entre lui et le milieu dans lequel il vit. Semblable interprétation est insoutenable et en contradiction avec tous les faits descriptifs et expérimentaux connus. Il est démontré surabondamment que quand un œuf se segmente et évolue en un embryon le milieu n'agit sur lui qu'en tant que facteur nécessaire et nullement en tant que cause déterminante. »

BIBLIOGRAPHIE

VON BAER (C.-ER.).— *Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere.* Beobachtung und Reflexion. Th. I, 1828.

SEMPER (C.). — *Die Stamm. der Wirbelthiere und Wirbellosen.* Arb. zool-zoot. Inst. Würzburg, vol. I, 1875, vol. II, 1877.

KOLLIKER (A.-V.).— *Embryologie ou Traité complet du développement*, etc.. trad. franç. par A. Schneider, Paris, 1882.

BALFOUR (F.-M.).— *Traité d'embryologie et d'organogénie comparées*, trad. franç. par Robin et Mocquard, 2 vol., Paris, 1883-85.
VOGT (C.). — *Les dogmes de la Science.* Revue scient., 1885.
DUVAL (M.). — *Atlas d'Embryologie* (Poulet), Paris, 1889.
HERTWIG (OSC.). — *Traité d'Embryologie*, etc., trad. franç. par Julin, Paris, 1891
MINOT, SEDGWICK (C.). — *Human Embryology*, New-York, 1892.
PRENANT (A.). — *Éléments d'Embryologie*, 2 vol. Paris, 1891-96.
DELAGE (Y.). — *Structure du protoplasma, hérédité, biologie générale.* Paris, 1895.
HERTWIG (OSC.). — *Einleitung und allgem. Litteraturübersicht*, in Handbuch d. vergl. und experim. Entwickelungslehre d. Wirbelthiere. Bd. I, th. 1, 1901.
— *Éléments d'anatomie et de physiologie générales. Les tissus.* Trad. de l'allem. par Ch. Julin sur l'édit. allem. de 1898. Paris, 1903, C. Naud.
— *Ueber d. Stellung d. vergl. Entwick. zur vergl. Anatomie*, in Handb. d. vergl. und exper. Entw. d. Wirbelthiere Bd. III, th. 3, 1906.
KOLLMANN (J.). — *Handatlas d. Entwick. d. Menschen*, 2 vol. Iena, 1907.
VIALLETON (L.). — *Un problème de l'Évolution.* Paris, 1908.
HAECKEL (E.). — *Unsere Ahnenreihe* (*Progonotaxis hominis*), Iena, 1908.
TOURNEUX (F.). — *Précis d'Embryologie humaine*, 2e édit. Paris, 1909.
KEIBEL (F.) et MALL (F. P.).— *Handbuch d. Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Leipzig, 1910-1911.
HENNEGUY (L.-F.).— *Évolution de l'Embryogénie depuis son origine...* Revue scient., 1913,
KEIBEL (F.).— *Die Entwickel. d. Wirbeltiere*, in Zellen und Gewebelehre, Morphologie und Entw. (Die Kultur der Gegenwart). Teubner, Berlin, 1913.
HEIDER (K.).— *Entwickl. und Morphologie der Wirbellosen*, in Zellen und Geweb. Morphologie u. Entwick. (Die Kultur der Gegenvart) Teubner. Berlin, 1913.
BRACHET (A.). — Arch. biol., XXIX, 1914.
VIALLETON (L.). — *A propos de la loi biogénétique.* Scientia., vol. XX. août 1916.
D'ARCY (W.) THOMPSON. — *On growth and Form.* Cambridge, 1917.
GLEY (EM.) *Quatre leçons sur les Sécrétions internes* Paris 1917.
BRACHET (A.). — *Traité d'Embryologie des Vertébrés.* Paris, Masson, 1921.

CHAPITRE II

L'ANATOMIE COMPARÉE ET LE TRANSFORMISME

Depuis la publication de « l'Origine des Espèces » les anatomistes se sont efforcés de ranger les organes en séries faisant ressortir leur développement graduel et continu. Si l'on envisage les différents appareils isolément, sans s'inquiéter de leurs rapports avec les autres appareils et avec l'ensemble de l'animal, il n'est pas difficile de former des séries apparemment très satisfaisantes dont ou verra plus loin divers exemples. On obtient des résultats encore plus frappants en choisissant certains organes particulièrement favorables, comme les pattes des Ongulés fossiles et actuels. L'existence de semblables séries ne prouve rien en faveur du transformisme illimité qui est la doctrine classique, parce qu'elles sont partielles, souvent très artificielles, étant faites à un point de vue particulier, et parce qu'elles ne représentent pas, tant s'en faut, le tableau complet et exact de l'anatomie comparée. L'explication des formes animales bien loin de tenir dans le développement graduel et continu d'êtres modifiés par leur genre de vie et par les milieux qu'ils rencontrent, est infiniment plus complexe. Il n'y a pas une seule série poursuivie sans interruption depuis l'apparition de la vie, mais des multitudes de séries partielles et divergentes ; en outre leur formation ne résulte pas de l'adaptation à des conditions nouvelles d'un ou de quelques appareils seulement. Elle est due à des combinaisons organiques différentes, portant sur l'ensemble des organes et dominées par des corrélations impérieuses ne laissant aucune place aux modifications insensibles produites par l'usage, et qui ont joué à un moment donné un si grand rôle dans les spéculations transformistes.

Dans l'impossibilité de reprendre et de critiquer un à un tous les faits invoqués en faveur du transformisme classique, nous étudierons ci-après, dans un certain nombre d'appareils, quelques exemples montrant le côté artificiel des séries admises, l'impossibilité d'expliquer la formation de bien des types par des transformations graduelles, et nous insisterons sur l'importance des corrélations.

1° **Squelette.** — Les homologies des pièces squelettiques ou leur sériation ont été parfois fondées d'une manière très insuffisante. L'étude

du bassin faite dans la première partie, montre comment, faute d'avoir envisagé ses connexions avec la paroi abdominale on a confondu des pièces qui diffèrent passablement les unes des autres. Le pubis des Sauriens par exemple n'est pas du tout la même chose que celui des Urodèles, des Crocodiles, des Dinosauriens, des Oiseaux, ni des Mammifères.

On représente souvent une série allant depuis le membre antérieur des Tortues jusqu'au bras de l'Homme en passant par l'aile des Chiroptères, celle des Oiseaux, la nageoire des Cétacés et les principales formes de pattes des Mammifères. Dans ces membres *séparés de leur ceinture* et tous orientés de la même façon, il est facile de prétendre que les diverses formes se relient aisément les unes aux autres parce qu'elle présentent essentiellement les mêmes pièces. Mais dans la réalité les choses ne sont point aussi simples. Le membre antérieur des Tortues a subi un déplacement de 180° par rapport à celui d'un Mammifère ou d'un Oiseau. L'aile de ce dernier est orientée dans un plan horizontal, tandis que le membre correspondant d'un Mammifère marcheur l'est dans un plan sagittal. Pour passer des uns aux autres, il ne suffit pas de considérer seulement les pièces qui les composent, mais de se demander aussi comment ces changements d'orientation ont pu être obtenus. Huxley (1875 p. 268), a représenté un Crocodile à côté d'un Dinosaurien et d'un Oiseau, mais avec le membre postérieur dressé. Cela est facile à réaliser sur des squelettes secs où il n'y a plus ni muscles ni ligaments pour limiter les mouvements des parties et où l'on ne se gêne guère pour donner les postures les plus incompatibles avec la structure des parties (voy. fig. 44). Mais pour redresser le membre d'un Crocodile vivant, il aurait fallu changer l'orientation de son cotyle, la forme de la tête fémorale, celle du pied. Il aurait fallu aussi que les muscles pelvi-fémoraux externes insérés sur le plancher pelvien se contractent avec une énergie extrême et demeurent contractés. Sans s'arrêter à la remarque que la contracture est tout ce qu'il y a de plus opposé à la production de mouvements, il est bien certain que ce n'est point du tout la contraction de ces muscles qui a pu produire le redressement du membre, car dans les membres dressés des Oiseaux et des Ornithischiens, l'insertion des muscles correspondants a été reportée dorsalement et en arrière, sur l'ischion relevé derrière l'acétabulum. Le passage du membre horizontal des Crocodiles au membre dressé des Vertébrés supérieurs aurait donc exigé des modifications de la structure du bassin beaucoup trop importantes pour pouvoir se produire peu à peu chez des êtres vivants d'une vie libre, et qui ont dû s'effectuer forcément dans la période embryonnaire.

Ces difficultés montrent qu'il ne suffit pas pour comparer les membres

d'y retrouver d'une manière approchée des pièces correspondantes. Il faut aussi tenir le plus grand compte de l'orientation du membre tout entier et de la constitution de sa ceinture. Dès qu'on le fait, les transitions faciles à imaginer dans les schémas deviennent irréalisables.

De semblables difficultés se rencontrent même pour des cas beaucoup plus simples. Ainsi lorsque la patte à quatre doigts d'un Périssodactyle eocène s'est transformée en la patte monodactyle du Cheval, non seulement les doigts latéraux ont cessé de toucher le sol, mais le doigt médian et son métapodial se sont à la fois épaissis et allongés. La dernière phalange s'est transformée en un sabot qui, bien que formé par un seul doigt, couvre une surface aussi étendue que tous les doigts réunis du pied des ancêtres. En même temps le basipode a été remonté bien au-dessus de son niveau antérieur. Corrélativement les deux premiers segments du membre ont dû se raccourcir pour s'adapter à la forme nouvelle résultant de l'allongement du pied, et les angles qu'ils forment entre eux ont un peu modifié leur ouverture moyenne. Tous ces phénomènes concordants ne peuvent guère se produire dans un animal achevé, et par la seule action de l'usage. Celle-ci a d'ailleurs été beaucoup surestimée, et l'on a longtemps abusé de l'augmentation des muscles du bras des boulangers ou de ceux de la jambe des coureurs. Aujourd'hui la tendance est plutôt de regarder les relations observées entre le développement de certains organes et le genre de vie comme acquises préalablement à ce dernier par préadaptation (voy. p. 694). Chez l'Homme par exemple, les particularités anatomiques de certains types sportifs seraient plutôt la cause de la tendance à pratiquer les sports que le résultat de leur exercice prolongé (Thooris 1921).

Faute d'avoir étudié l'ensemble d'un appareil on a souvent attribué à l'une ou l'autre de ses parties une fonction qui n'est pas la sienne. Ainsi l'on a considéré la forme si particulière de l'humérus des Monotrèmes comme liée au pouvoir de fouir, sans remarquer qu'elle dépend aussi en grande partie de la direction horizontale de cet os, et l'on a regardé comme des fouisseurs des Reptiles fossiles incomplètement connus, mais possédant un humérus du même type. Il est bien probable que cette forme indique plutôt un membre transversal.

De ce que certains traits propres à certains types se retrouvent parfois d'une manière aberrante dans des types qui ne les possèdent point d'habitude, on a tiré la conclusion que ces derniers devaient avoir quelque parenté plus ou moins directe avec les premiers. C'est absolument injustifié. Ainsi de la présence chez l'Homme d'un troisième trochanter du fémur qui se rencontre chez divers Mammifères et chez quelques Prosimiens fossiles, on a conclu qu'il avait réapparu chez nous atavique-

ment venant de ces derniers. Mais ce caractère ne fait point de notre fémur l'égal de celui d'un Prosimien, car cet os garde tous ses traits propres (longueur et angle du col, proportions, forme et orientation de la poulie condylienne) qui n'ont rien de commun avec ceux de ces animaux. D'ailleurs l'origine de ce troisième trochanter s'explique très aisément sans avoir recours à une hérédité aussi éloignée que celle invoquée. Comme il représente simplement une crête locale de la ligne âpre en rapport avec certaines fibres des muscles superficiels, et que l'on rencontre dans divers groupes parfaitement indépendants les uns des autres, il y a tout lieu de croire que sa présence dépend de quelques conditions du complexe ostéo-musculaire de la région et qui peuvent se rencontrer soit d'une manière constante, soit d'une manière irrégulière, dans divers Mammifères.

Il faut aussi se défier beaucoup de ressemblances portant seulement sur des parties de certains os, parce qu'elles peuvent conduire à des rapprochements erronnés qui ne tiennent pas devant l'examen de l'ensemble. Le proximum fémoral des Chiroptères rappelle assez bien, à la taille près, celui des Monotrèmes à cause de la présence de part et d'autre de leur condyle continuant l'axe de la diaphyse, de deux trochanters situés à la même hauteur et à peu près égaux. Mais en dehors de cela tout diffère entre les deux membres, et il serait bien imprudent de conclure de cette seule portion du fémur trouvée isolée, par exemple, au reste du membre postérieur. Enfin l'habitude de ne point se préoccuper des ensembles, notamment de l'orientation des membres et des conditions de fonctionnement de leurs divers segments, a conduit à des reconstitutions paléontologiques imparfaites sur lesquelles nous dirons quelques mots.

2° **Reconstitutions d'êtres disparus.** — Une des reconstitutions les plus singulières est celle donnée par Steinmann-Döderlein, et restée longtemps classique, de l'Archæopteryx du Musée de Berlin. Dans cette figure la main droite de l'animal au lieu d'être inclinée du côté cubital du zeugopode, comme elle l'est du côté gauche et *comme elle l'est dans la pièce elle-même*, est redressée et prolonge la direction du zeugopode comme le ferait la main d'un Reptile. Pourquoi a-t-on ainsi redressé cette main ? Est-ce pour la rendre plus semblable à celle d'un Reptile et accentuer ainsi le caractère transitionnel de l'Archæopteryx ? Est-ce tout simplement pour réduire la figure et lui faire tenir moins de place ? Je ne sais n'ayant pas eu l'ouvrage de Steinmann entre les mains. En tout cas la moindre réflexion montre qu'une position aussi différente des deux mains dans un même individu est impossible. En effet chez

l'Homme, dont le poignet a les mouvements les plus amples dans tous les sens, l'inclinaison de la main sur le bord cubital ne dépasse guère 50° pendant la supination où elle est la plus grande possible, et l'angle formé par le bord cubital de la main et l'avant bras est alors de 130° au lieu de 97° qu'il mesure chez l'Archæopteryx. Par conséquent la position de la main gauche de ce dernier n'est pas simplement une des attitudes possibles de la main, mais bien sa situation naturelle qui lui est imposée par la constitution du membre (voy. VIALLETON, 1915), et le redressement de la main droite est impossible. D'ailleurs sur la pièce originale les deux mains sont pareillement inclinées sur le côté cubital et cela tranche toute discussion, mais que penser de la liberté prise par les auteurs du redressement ?



FIG. 253. — *Archaeopteryx lithographica*, exemplaire du musée de Berlin (emprunté à ZITTEL).

c., carpe ; — *cl.*, clavicule ; — *co.*, coracoïde ; — *h.*, humérus ; — *r.*, radius ; — *sc.*, scapulum ; — *u.*, ulna.

On a d'ailleurs commis d'autres fautes dans les reconstitutions de l'Archæopteryx. C'est ainsi que l'on représente son aile avec des rémiges rangées comme chez les Oiseaux ordinaires, ce qui est impossible pour les rémiges primaires ; les trois doigts étant libres ces rémiges différaient forcément dans leur insertion de celles des Oiseaux. On a aussi figuré les doigts libres de l'aile entourant les branches comme le font les orteils (LULL, 1917 pl. XIV). C'est impossible, car ces doigts se trouvant étalés dans le plan cubital, c'est-à-dire horizontalement, sont incapables de se refermer sur le côté ventral.

Ils n'auraient pu saisir les branches que latéralement, c'est-à-dire par fermeture de leur angle métacarpo-cubital ; en outre leurs griffes, tournées du côté radial du membre, ne pourraient même pas servir dans cette position, et c'est pourquoi j'ai pensé qu'elles étaient employées simplement à appuyer sur le sol l'extrémité de l'aile à demi-pendante dans sa position habituelle (voy. VIALLETON, 1915). (1)

Dans la figure de profil de *Pteranodon* le distum huméral est dirigé en avant, ce qui ne s'observe chez aucun Tétrapode en dehors des Tortues et m'a longtemps embarrassé, jusqu'au moment où la figure de



FIG. 254. — Pteranodon ingens, *profil, reconstruction* d'après EATON. *not.*, notarium.

face donnée dans le mémoire de EATON (1910) m'a montré que les choses sont bien dans cet animal comme chez les autres, mais que la figure de profil a été faite ainsi sans doute à cause de difficultés d'exécution pour représenter les raccourcis de l'aile, et sans prendre garde qu'elle rendait

(1) Cette erreur sur l'arrangement des doigts de l'aile et sur leur faculté de préhension reparaît à chaque instant dans les articles de vulgarisation. A propos de l'Hoazin (*Opisthocomus cristatus*) dont les petits, encore dépourvus de plumes, grimpent dans les branches en s'aidant de leurs ailes, on a figuré l'extrémité de celles-ci, pourvue de trois doigts libres embrassant une brindille, ce qui est manifestement faux et d'ailleurs démenti par une autre photographie du même article. Mais ces assertions accompagnées de titres retentissants, comme « un oiseau à quatre pattes », frappent beaucoup les personnes qui ne se sont jamais préoccupées de la constitution et du fonctionnement d'une aile, et qui acceptent sans sourcilier l'idée extravagante que l'Hoazin pourrait bien être, en quelque chose, intermédiaire entre un Quadrupède et un Oiseau.

De telles remarques ne devraient pas pouvoir être faites. J'y suis obligé cependant par ce que de semblables articles se multiplient chaque jour et sont, pour une grande partie du public cultivé, la seule source d'information.

incompréhensible la fonction de l'humérus. On a déja signalé page 150, d'autres erreurs dans la représentation des doigts des Ptérosauriens.

Dans le livre de Lull (Organic Evolution, p. 499), un Reptile rampant



Fig. 255. — Pteranodon ingens, *reconstruction, vue par la face ventrale* d'après Eaton.

(*Limnoscelis paludis*) est représenté avec sa jambe gauche faisant avec la cuisse un angle ouvert en avant ce qui est matériellement impossible.

La figure du *Proavis* de Nopcsa montre quelque chose de plus singulier encore. La cuisse droite a son extrémité inférieure dirigée en arrière, et cette position ne peut s'observer que chez un seul Bipède, l'Homme, parce que le fémur étant chez lui vertical dans sa position moyenne, peut être légèrement déplacé en arrière de cette verticale, le tronc restant debout, ou plus largement si ce dernier est incliné en avant. Mais chez tous les autres Bipèdes, comme chez les Quadrupèdes à membres dressés, le fémur est toujours dirigé en avant et ne peut jamais atteindre la verticale, ni a fortiori une ligne en arrière de celle-ci. D'autre



Fig. 256. — *L'ancêtre supposé des Oiseaux,* Proavis, d'après Nopcsa.

part le membre antérieur, bien que ne touchant plus le sol a encore la forme de celui des Quadrupèdes, avec la main dans le prolongement du zeugopode, et les écailles qui garnissent son bord postérieur et qui deviendront plus tard des plumes sont développées d'une manière prépondérante au coude, c'est-à-dire en un lieu tout autre que le sont chez les voiliers le patagium ou les pennes.

On a représenté des Ptérodactyles à membres dressés dont l'aile servant à l'appui sur le sol dans la marche, aurait dû décrire un angle d'au moins 90° pour se mettre seulement dans la position horizontale qui est la situation moyenne de l'aile en action. Un pareil déplacement n'est guère compatible avec un bon fonctionnement des muscles, et l'étude de l'aile des Chiroptères aussi bien que de celle des Oiseaux montrent que ce membre doit se déployer dans le plan horizontal, non se relever à angle droit à partir d'un plan sagittal.



Fig. 257. — *Reconstruction de* Cycnorhamphus suevicus, d'après Seeley.

Jaeckel (1911) représente, figure 156, le membre antérieur et le membre postérieur de *Palaeohatteria longicaudata* avec la même orientation, c'est-à-dire avec les deux angles stylo-zeugopodiques ouverts dans le même sens, ce qui aurait été d'autant plus impossible physiologiquement que ces deux membres sont assez inégaux, le postérieur étant plus long. Le même auteur dessine, figure 163, une restauration de Plésiosaure (voy. fig. 258) avec une nageoire antérieure pliée angulairement, ce qui est inadmissible, car même en supposant que le pli soit perpendiculaire au plan général de la nageoire, comme il l'est au niveau du poignet chez l'Otarie à terre, on ne voit nulle part sur le squelette la ligne articulaire qui aurait permis sa formation. Toutes celles qui existent, outre qu'elles ne comportent point de surfaces arrondies opposées à des cupules, mais seulement des surfaces planes, sont beaucoup trop irrégulières et en zig-zag pour permettre un semblable mouvement. De plus l'attache au tronc de la partie proximale de l'humérus est beaucoup trop élevée et ne répond

point à la situation très ventrale de l'articulation scapulo-humérale.
OSBORN (1916) a donné d'après W. BEEBE, BARNUM BROWN, GREGORY et lui-même, quatre reconstructions d'un Dinosaurien (*Struthiomimus*) ayant quelque ressemblance avec l'Autruche. Aucune ne le satis-

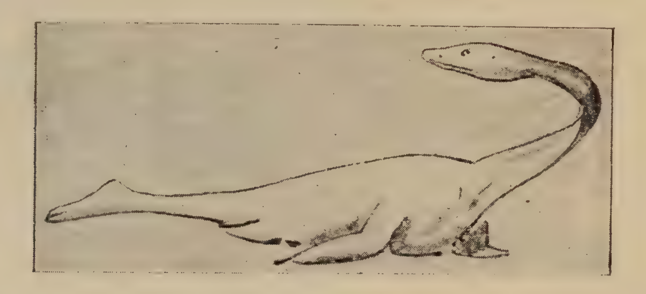


FIG. 258. — *Reconstruction de Plésiosaure du Jurassique*, d'après JAECKEL.

fait ; on l'admettra sans peine en les voyant dans son livre récent (1921), où elles sont reproduites. Examinons d'eux d'entre elles (fig. 259 et 260) : la première montre l'animal courant avec le distum fémoral gauche en arrière de la verticale menée par le cotyle. C'est une erreur fréquente comme on l'a déjà fait remarquer. La seconde est plus critiquable. Elle montre en *a*



FIG. 259. — *Reconstruction de* Struthiomimus *courant*, d'après OSBORN.



FIG. 260. — *Reconstruction de* Struthiomimus *dressé appuyé contre un arbre*, d'après OSBORN.

une courbure de la colonne vertébrale absolument incompréhensible et qui ne pourrait se réaliser qu'après une fracture. On ne peut objecter que cette courbure serait due à un déplacement du bord spinal de l'omoplate, comme il s'en produit parfois dans certaines attitudes chez les Quadrupèdes non claviculés (Chats, Lapins), car il ne faut pas oublier que le scapulum des Dinosauriens n'est pas libre comme celui de ces animaux, étant engagé dans la formation d'un zono-thorax. D'autre part le segment *b* de la jambe gauche

paraît bien, d'après son contour, répondre au zeugopode, car il est pourvu d'un mollet et l'angle que son bord caudal forme avec le tronc ressemble tout à fait à l'angle poplité. Mais s'il en est ainsi qu'est-ce que le segment compris entre lui et l'angle pédieux ? Il ne répond à aucune partie connue de la jambe, c'est une création de toute pièce, intercalée entre le zeugopode et l'autopode parce qu'on ne s'est pas rendu compte du rôle des divers segments du membre et des conditions rigoureuses de situation, d'orientation, d'angulation auxquelles ils sont assujettis. Si maintenant on répliquait que le segment *b* représente la cuisse, l'incorrection de son bord postérieur simulant un mollet et un creux poplité, montre que l'on s'est peu préoccupé de la disposition des muscles.



Fig. 261. — *Trachodon à bec de canard, reconstruction*, d'après Brown et Deckert.

m. c. cr., muscles caudo-cruraux.

Il y a du reste d'autres preuves du peu d'attention accordée à ces



Fig. 262. — *Reconstruction de* Stegosaurus ungulatus, d'après O. Abel.

derniers. La figure 95 d'Osborn (1921) représente trois Dinosauriens divers, *Trachodon*. *Corythosaurus*, *Kritosaurus*, d'après Brown et Deckert dans lesquelles les muscles caudo-cruraux s'insèrent au dessus de l'axe de la queue, c'est-à-dire dans l'épisome, comme le montre la

fig. 261, tandis qu'ils sont au contraire toujours attachés à la moitié ventrale du squelette caudal. La reconstruction de *Stegosaurus ungulatus* donnée par O. Abel (1912, figure 219), et reproduite ici (fig. 262), fait supposer un scapulum avec épine scapulaire, muscles sus-et sous-épineux, qui n'existent point chez les Reptiles.

Osborn (1921, fig. 98) représente un Archaeopteryx debout contre un arbre qu'il embrasse de ses deux mains, continuant toutes deux la direction du zeugopode et pliant leurs doigts ventralement, comme ceux d'une main préhensile. L'auteur n'a évidemment pas songé aux conditions que doivent réaliser les divers segments d'une aile. Comme on le fait trop souvent, il a simplement regardé le segment terminal du membre, avec ses métacarpiens et ses doigts libres, et il a imaginé que cela suffisait pour constituer une main préhensile. Les détails donnés dans la première partie montrent son erreur.

Ces observations, qu'il serait facile de multiplier, montrent combien beaucoup de reconstitutions laissent à désirer. Elles justifient pleinement la remarque de Carazzi (1920) se demandant quelle serait la stupéfaction de bien des paléontologistes s'ils pouvaient voir en chair et en os les animaux qu'ils croient avoir parfaitement reconstruits.

3° **Appareil respiratoire.** — Cet appareil montre aussi peu que le squelette un développement progressif, continu, résultant simplement de l'adjonction de parties nouvelles, ou du développement plus avancé de celles qui existaient déjà. On a déjà fait allusion à plusieurs reprises à la constitution différente de l'appareil branchial dans les divers groupes de Poissons, il serait trop long d'y revenir et nous renvoyons le lecteur qui voudrait en prendre une idée plus nette à notre Morphologie des Vertébrés, page 416. Mais nous insisterons davantage sur l'organisation de l'appareil pulmonaire.

Il y a deux formes fondamentales d'appareils pulmonaires, qu'on pourrait désigner sous les noms de poumons à surface respiratoire en culs-de-sac terminaux appendus à l'extrémité des conduits aériens, et en poumons à surface respiratoire disposée latéralement aux conduits aériens. Ce dernier cas appartient aux Oiseaux seulement et constitue une déviation très spéciale du premier type.

Dans celui-ci le poumon est essentiellement un sac dont la périphérie se boursoufle en diverticules plus ou moins prononcés et subdivisés eux-mêmes en alvéoles dont la paroi, très mince, porte le réseau de l'hématose et sert à la respiration. La cavité centrale du sac qui conduit dans tous ces diverticules forme l'arbre aérien, qui est plus ou moins individualisé en bronches, suivant que la complication de la paroi pri-

mitive est plus ou moins grande. Ainsi dans le poumon des Amphibiens où cette complication est peu avancée il n'y a pas de bronches et on trouve simplement un sac dont les parois envoient à l'intérieur des cloisons plus ou moins saillantes et garnies d'alvéoles comme la paroi externe elle-même. Chez les Reptiles les principales cloisons de la paroi pulmonaire font une saillie plus prononcée, et laissent entre elles, à l'intérieur de l'organe, une sorte de couloir médian qui s'individualise peu à peu par le développement de lames convenablement disposées à l'extrémité des cloisons et devient bientôt un canal bronchique. Chez les Mammifères, où la surface pulmonaire est considérable par rapport à celle des Reptiles, les sacs pulmonaires ne se cloisonnent point ainsi par un développement centripète qui serait insuffisant pour donner le nombre d'acini respiratoires nécessaires, et ils se développent plutôt comme une glande en grappe, le premier diverticule pulmonaire devenant le tronc principal sur lequel se produisent, par une prolifération extrêmement abondante, des ramifications nombreuses qui se terminent par des culs-de-sac renflés, tandis que les pédicules de ces derniers forment l'arbre bronchique.

Dans le second type au contraire (Oiseaux) le poumon se développe d'abord comme celui des Mammifères avec une bronche principale sur laquelle naissent des bronches de second et de troisième ordre (voy. p. 190). Mais ces bronches au lieu de se terminer par des culs-de-sac renflés, les acini pulmonaires, restent cylindriques, s'anastomosent entre elles et forment des circuits fermés, communiquant les uns avec les autres sur divers points, tandis que les cavités respiratoires se développent sur tout leur pourtour. Certaines bronches sortent du poumon formant les sacs aériens, mais ceux-ci, qui ne sont que des bronches extra-pulmonaires dilatées, se comportent comme les autres bronches, et forment aussi des circuits, en émettant vers le poumon des bronches récurrentes qui s'unissent aux circuits intrapulmonaires. Les sacs aériens servent de ventilateurs ; ils font circuler dans le poumon l'air qu'ils ont reçu directement de la bronche principale, et qui se répand dans tout l'organe par les anastomoses des circuits bronchiques. De cette façon de l'air pur est amené au contact des cavités respiratoires aussi bien pendant l'expiration que pendant l'inspiration, et les échanges gazeux entre le sang et l'atmosphère sont très augmentés.

Cette disposition est absolument propre aux Oiseaux et n'est annoncée par rien chez aucun autre Sauropsidé, car les diverticules pulmonaires sans alvéoles de certains Sauriens, rapprochés des sacs aériens, n'ont absolument rien de commun avec ces derniers puisque ce sont des bronches terminales et non des portions d'un circuit bronchique.

La structure pulmonaire des Oiseaux est donc toute nouvelle et ne peut être tirée ni de celle de leurs plus proches parents les autres Sauropsidés, ni de celle des autres Pulmonés. D'ailleurs les modifications corrélatives qu'elle exige dans les autres organes affirment davantage encore son indépendance et font des Oiseaux un groupe autonome très distinct de tous les autres. On a vu pp. 164-180, l'influence que l'appareil respiratoire a exercé sur la constitution du squelette du tronc tout entier. Il n'est pas douteux non plus que la température obtenue par l'hématose, si bien assurée, des Oiseaux a quelques rapports aussi avec la présence des plumes, moyen de protection contre le rayonnement ; et comme les plumes font aussi la main, la structure si particulière du poumon se trouve en fin de compte en rapport avec des organes sur lesquels elle paraissait ne devoir posséder aucune influence.

L'appareil respiratoire des autres Amniotes montre aussi des corrélations avec le reste de l'organisme qui, pour être moins frappantes que chez les Oiseaux, n'en proclament pas moins l'indépendance et la spécialisation profondes de formes dont il est si facile de sérier d'une manière continue des parties séparées. Ainsi chez les Sauriens on a vu l'emploi spécial de la chambre aérienne postérieure. Mais il ne faut pas oublier que celui-ci nécessite une extension en arrière du poumon qui dépasse beaucoup ce que l'on trouve ailleurs, car cet organe se prolonge latéralement de chaque côté de la masse intestinale jusqu'au voisinage du bassin. Il n'est séparé de l'intestin que par le repli péritonéal qui forme le méso des conduits génitaux, et par ces conduits eux-mêmes placés sur le bord ventral de ce repli. La partie de la cavité abdominale qui renferme les poumons est une chambre pleurale, incomplètement fermée, puisque les replis génitaux ne se soudent pas à la paroi ventrale, mais qui a une étendue et des rapports tout à fait caractéristiques de ce groupe.

Chez les Crocodiles les plèvres sont fermées, mais on a vu plus haut comment est disposé le diaphragme musculaire capable de les dilater et d'assurer la ventilation pulmonaire (voy. p. 107). Ce diaphragme, avant tout ventral, est une nouveauté parmi les Reptiles et n'a rien non plus de commun avec celui des Mammifères. Ce dernier lui-même, principal instrument de la ventilation pulmonaire n'est-il pas disposé conformément aux nécessités d'équilibration du corps dans l'eau ou de son mode de station sur le sol ? (voy. p. 279).

Sans doute il est facile de rattacher les uns aux autres les divers modes de cloisonnement du cœlome et d'expliquer la disposition des plèvres par la coalescence plus ou moins parfaite des divers replis (mésos Wolffiens, mésohépatique antérieur, mésocardes latéraux), saillants dans la cavité viscérale. Mais cette explication ne vaut que pour le mécanisme de cette

fermeture. Elle n'explique point les différences de proportions des régions ou des organes intéressés, et surtout elle ne nous révèle point les corrélations qui relient ces différences à d'autres et font de l'organisme considéré un tout indépendant et spécial, alors que l'examen d'une seule partie, fait à un seul point de vue, peut faire croire à une continuité avec d'autres formes qui en réalité n'existe pas. Un poumon de Mammifère n'est pas plus un poumon de Lézard renfermé dans une plèvre close, que le poumon de Lézard n'est un poumon d'embryon de Mammifère. Tous deux sont des organes dont la fonction essentielle est la même, mais cette fonction ne s'accomplit pas chez un Reptile comme chez un Mammifère. L'appareil chargé de l'effectuer ne présente point les mêmes rapports avec l'ensemble du corps ni avec chacune de ses parties. Ce n'est que d'une façon abstraite, en isolant dans chaque organe l'essentiel seulement de sa fonction, que nous pouvons le comparer à l'organe correspondant des autres animaux et par conséquent sérier tous ces organes entre eux. Mais dès que, cessant d'abstraire, on saisit les liens innombrables qui rattachent toutes les parties entre elles, on se rend compte combien cette conception évolutive est trop simpliste, et l'on entrevoit une morphologie plus fouillée dans laquelle les rapports des êtres s'expliqueront non plus par le développement imaginaire d'une fonction, mais comme le résultat de lois très précises parmi lesquelles la loi de corrélation paraît déjà comme devant jouer un rôle prépondérant, et comme l'explication probable de la limitation si curieuse du nombre des types morphologiques.

4° **Appareil circulatoire.** — La partie centrale de cet appareil (cœur et gros vaisseaux) est disposée suivant deux types, l'un en rapport avec la respiration branchiale, l'autre avec la respiration pulmonaire.

Dans le premier les arcs aortiques de l'embryon se dédoublent comme on l'a vu, leur partie ventrale fournissant le vaisseau afférent du cœur aux branchies (artère branchiale), leur partie dorsale le vaisseau efférent (veine branchiale, artère épibranchiale ou racine de l'aorte). Ces deux vaisseaux sont reliés entre eux par le réseau capillaire branchial. Les vaisseaux branchiaux afférents partent de l'aorte ventrale dont la forme, la longueur et le mode de division varient dans chaque ordre de Poissons sans pouvoir être rangés en une série régulière. Le premier arc aortique, appartenant à l'arc viscéral qui donne la mandibule et qui ne porte pas de branchies, ne peut jamais servir à la respiration et disparaît toujours dans sa plus grande partie. Le second en fait autant dans les êtres où le second arc ne porte point de feuillets respiratoires. D'autre part comme le sang destiné à nourrir la face doit être artériel et que le cœur ne

renferme que du sang veineux chez les Poissons, les artères de la face ne viennent point, comme elles le feront chez les Vertébrés supérieurs, des parties ventrales des deux premiers arcs aortiques qui disparaissent alors ; elles sont fournies par les vaisseaux dorsaux constituant les racines de l'aorte.

Lorsque la respiration pulmonaire doit succéder à la branchiale (Amphibiens), le système circulatoire des branchies n'est pas profondément changé et l'origine des artères de la face ne passe point sur le côté ventral où

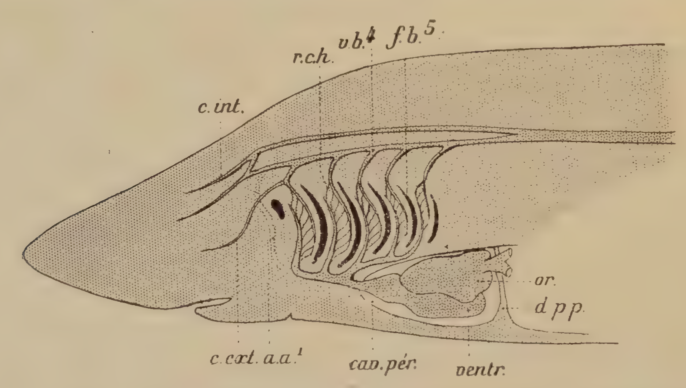
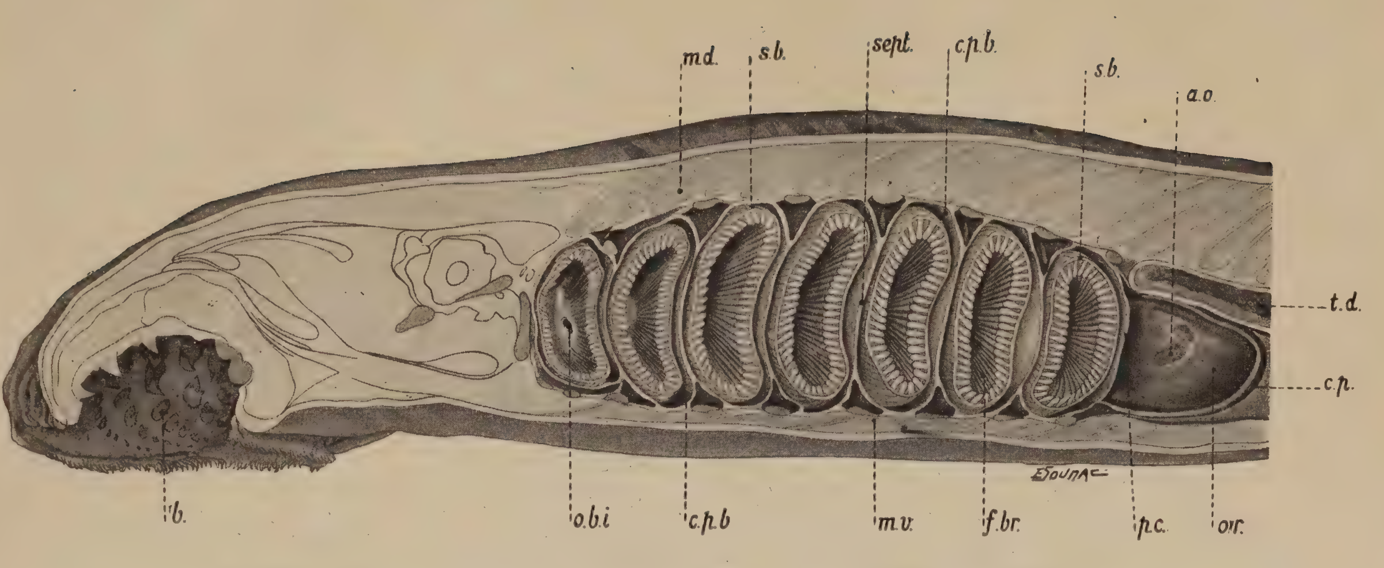


FIG. 263. — *Transformation des arcs aortiques et origine des carotides chez les animaux branchiés.* Schéma.

a. a[1], premier arc aortique ; — *cav. pér.*, cavité péricardique ; — *c. ext.*, carotide externe ; — *c. int.*, carotide interne ; — *d. p. p.*, diaphragme péricardiaco-péritonéal ; — *f. b*[5], cinquième fente branchiale ; — *or.*, oreillette ; — *r. c. h.*, réseau capillaire de l'hématose ; — *v. b*[4], quatrième veine branchiale ; — *ventr.*, ventricule.

il siège chez les Amniotes, mais un vaisseau nouveau se forme sur l'arc aortique entre l'extrémité inférieure ou ventrale de l'artère afférente et l'origine dorsale de l'artère efférente, racine de l'aorte. Ce vaisseau ne correspond ni à l'arc aortique primitif, ni non plus à la crosse correspondante des Amniotes, car celle-ci n'est autre chose que l'arc primitif resté indivis. C'est une néoformation, un capillaire longitudinal qui restera mince et peu important chez la larve, mais qui se développera à la métamorphose, portant vers les racines dorsales de l'aorte et des carotides du sang artériel ou mixte venu du cœur. Cette disposition montre à l'évidence que jamais notre système artériel céphalique ne présente dans son développement un état ichthyen. Il est à la fois moins développé que ce dernier puisque les arcs ne se dédoublent point, et plus développé puisqu'il donne les puissantes crosses aortiques. Plus exactement il est autre. Il ressemble à celui des Ichthyopsidés tant que les branchies ne sont pas encore développées, puis il subit d'emblée les transformations nécessaires avec la respiration pulmonaire. En somme il y a un



Fg. 264. — *Coupe sagittale latérale faite dans une Lamproie pour montrer les branchies et le cœur.*

a. o., adhérences (rompues) entre l'oreillette et la paroi latérale du péricarde ; — *b.*, bouche ; — *c. p.*, cartilage péricardique ; — *c. p. b.*, cavité péribranchiale ; — *f. br.*, feuillets branchiaux ; — *m. d.*, muscles dorsaux ; — *m. v.*, muscles ventraux ; — *o. b. i.*, orifice branchial interne ; — *or.*, oreillette ; — *p. c.*, paroi craniale du péricarde ; — *s. b.*, sac branchial ; — *sept.*, septum ou diaphragme branchial ; — *t. d.*, tube digestif.

état neutre commun à tous les embryons (ébauche) et d'où les différenciations partent en divergeant, mais il n'y a jamais sériation anatomique de formes successives répondant à la sériation physiologique qui est admissible entre Poissons et Pulmonés d'après le perfectionnement de la repiration.

L'appareil circulatoire des Poissons montre aussi des exemples fort intéressants de corrélations avec les divers organes céphaliques ses voisins. Chez les Lamproies par exemple, où les poches branchiales très développées s'étendent jusque sur la partie ventrale ne laissant point

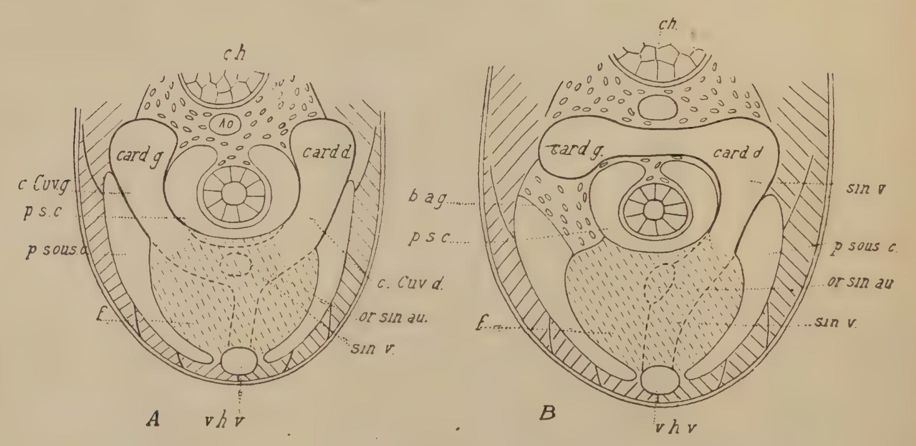


Fig. 265. — *Formation du sinus veineux chez la Lamproie* (schématique).

A. larve très jeune avec deux canaux de Cuvier ; — B. forme définitive du sinus veineux. Les coupes passant par l'extrémité craniale du foie sont vues d'arrière en avant, les organes occupent ainsi leur place naturelle.

Ao., aorte ; — *b. a. g.*, bourrelet adipeux gauche (remplaçant en B le canal de Cuvier correspondant) ; — *card. d.*, veine cardinale droite ; — *card. g.*, veine cardinale gauche ; — *c. Cuv. d.* et *c. Cuv. g.*, canaux de Cuvier droit et gauche ; — *ch.*, chorde ; — *f.*, foie ; — *or. sin. au.*, orifice sinu-auriculaire ; — *p. s. c.*, passage sus-cardiaque ; — *p. sous-c.*, passage sous-cardiaque ; — *sin. v.*, sinus veineux ; — *v. h. v.*, veine hépatique ventrale.

de place pour la partie du cœlome qui s'y trouve d'habitude et qui loge le cœur, ce dernier, refoulé en arrière des branchies (fig: 264) présente une structure toute spéciale en rapport avec celle du reste de la région. Le canal de Cuvier gauche s'atrophie (Götte), ce qui n'a pas empêché, pour le dire en passant, de représenter les deux canaux de Cuvier dans des livres ou des mémoires ultérieurs (voy. Vialleton, 1903, p. 284). Il se forme un sinus veineux tout spécial, dirigé de haut en bas et constitué dans sa partie supérieure par le canal de Cuvier droit, dans l'inférieure par un vaisseau néoformé, venu de la grande veine branchiale impaire et de la veine hépatique, laquelle est placée dans la paroi ventrale du corps, contrairement à la règle. Par suite de cette

disposition le ventricule et l'oreillette sont situés non plus comme chez les Poissons, l'un au-dessus de l'autre, mais l'un à côté de l'autre, le ventricule à droite, l'oreillette à gauche, le sinus compris entre les deux. Le cœur est logé non en dessous, mais tout à fait en arrière des branchies. Comme d'autre part le tronc artériel qui prolonge le ventricule est fixé sur la ligne médiane et qu'il forme un des points d'appui principaux

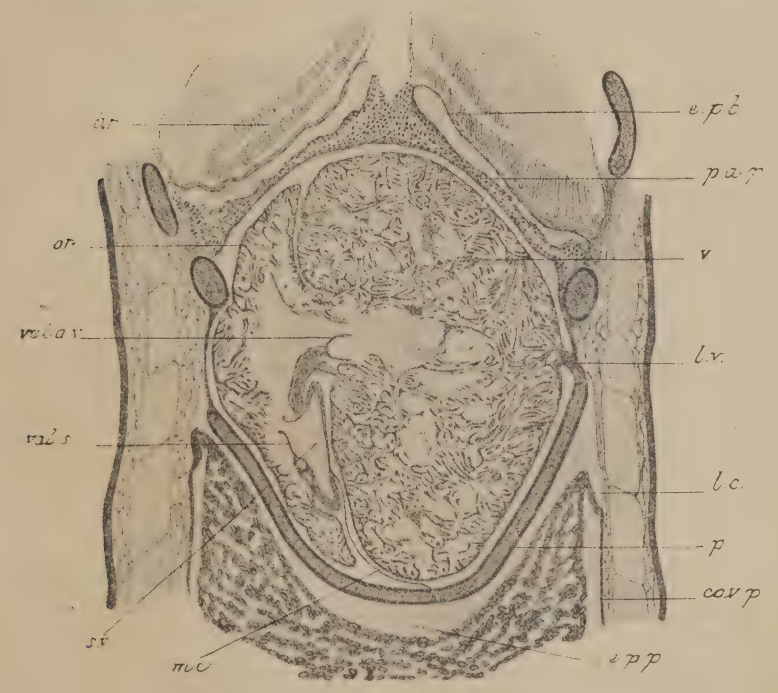


Fig. 266. — *Coupe frontale de Lamproie pour montrer le cœur et le ligament ventriculaire.*

br., branchies ; — *cav. p.*, cavité péritonéale ; — *e. p. b.*, espace péribranchial ; — *e. p. p.*, espace post-péricardique ; — *l. c.*, ligament coronaire du foie ; — *l. v.*, ligament ventriculaire ; — *mc.*, mésocarde ; — *or.*, oreillette ; — *p.*, péricarde cartilagineux ; — *p. a. p.*, paroi antérieure de la cavité péricardique ; — *s. v.*, sinus veineux ; — *val. a. v.*, valvule auriculo-ventriculaire ; — *val. s.*, valvule sinu-auriculaire ; — *v.*, ventricule.

pour les contractions du ventricule, ce dernier tendrait à être entraîné vers la partie inférieure et sur le milieu du péricarde, comme chez les autres Poissons, s'il ne se développait entre la paroi de la cavité péricardique et lui, un ligament spécial très puissant (l. v. fig. 266) qui maintient le ventricule en place et permet à la disposition que nous avons décrite ci-dessus de se réaliser. S'il n'en était pas ainsi le sinus veineux serait comprimé et tiraillé, de façon à rendre son fonctionnement impossible (pour les détails voy. VIALLETON, 1903). Voilà donc une série de

dispositions corrélatives qui font un appareil vasculaire très spécial n'ayant de commun avec ceux des êtres les plus voisins qu'une même ébauche fondamentale. Mais cette ébauche ne garde ses traits communs avec celles des autres Poissons que pendant le temps très court où les relations topographiques particulières que nous avons indiquées entre le cœur et les poches branchiales ne sont pas encore développées.

Le deuxième type d'appareil circulatoire appartient aux Amniotes.

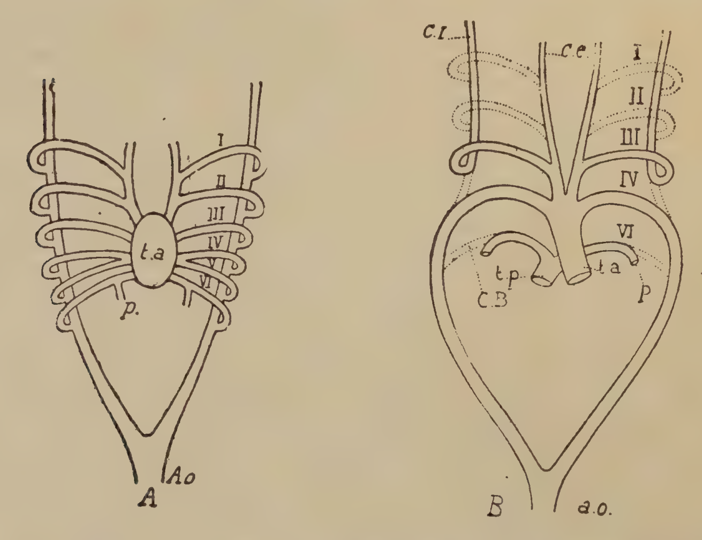


Fig. 267. — *Dispositions initiales des arcs aortiques chez les Amniotes* (schématique).

A, stade plus jeune, les six arcs sont présents ; — B, stade ultérieur, séparation des principaux arcs, du tronc aortique et du tronc pulmonaire.

I à VI, premier à sixième arcs aortiques ; — *Ao.*, aorte ; — *C. B.*, canal de Botal ; — *c. e.*, carotide externe ; — *c. i.*, carotide interne ; — *p.*, artère pulmonaire ; — *t. a.*, tronc aortique ; — *t. p.*, tronc pulmonaire.

Là, les arcs aortiques ne sont jamais subdivisés en artères et veines branchiales, ils disparaissent totalement ou persistent d'une manière plus ou moins complète sous la forme de crosses. On dénomme ainsi les gros troncs courbes qui naissent du cœur et se portent en dehors pour former les origines du système artériel général ou pulmonaire. Les deux premiers arcs aortiques disparaissent dans leur partie moyenne (crosse), les parties restantes fournissant les vaisseaux de la face et leur insertion sur l'arc suivant. Celui-ci, troisième arc aortique ou *arc carotidien*, persiste dans sa partie moyenne, d'ailleurs très courte, fournissant le tronc qui rattache la carotide interne à la carotide externe. Le quatrième arc forme toujours l'origine du système artériel général ou crosse aortique, qui peut être développée d'un seul ou des deux côtés. Le cinquième

disparaît de très bonne heure. Le sixième ou *pulmonaire* forme l'origine du système artériel pulmonaire. Comme, chez tous les Amniotes, la respiration est aérienne, le cœur renferme toujours les deux sangs, artériel et veineux, séparés complètement dans les oreillettes droite et gauche bien distinctes, ou incomplètement dans le ventricule qui tend à se subdiviser, mais qui n'y arrive pas toujours d'une façon complète. Ce cloisonnement incomplet ne représente pas simplement, comme on l'imagine, les étapes successives de la division du ventricule d'abord simple et unique en deux chambres distinctes. Il est en rapport avec quelque chose de bien plus complexe, c'est-à-dire avec les multiples relations existant entre la constitution du cœur et l'étendue de la surface respiratoire d'une part, la possibilité de suspendre momentanément la respiration, fréquente chez beaucoup d'animaux inférieurs, d'autre part.

Le tronc aortique primitif des Poissons (aorte ventrale) qui était chez eux unique se divise naturellement pour distribuer un sang différent aux deux parties (pulmonaire et aortique) du système vasculaire lorsque la respiration aérienne s'établit. Chez les Grenouilles le tronc artériel se divise simplement en deux rampes incomplètement séparées par une lame spirale, qui, fixée par un de ses bords tout le long de la paroi du tronc artériel est libre par l'autre bord. On trouvera dans les traités d'anatomie comparée les détails nécessaires pour faire comprendre comment cette subdivision permet de distribuer d'une manière assez parfaite du sang presque purement artériel aux crosses aortiques et du sang veineux aux artères pulmonaires.

Chez les Amniotes à ventricules communiquants le tronc artériel primitif n'est point subdivisé en deux seulement, mais en trois conduits qui s'enroulent sur eux-mêmes en spirale pour venir déboucher séparément d'une part dans le cœur, de l'autre dans le tronc commun pulmonaire ou dans les deux crosses aortiques fournies par les quatrièmes arcs viscéraux droit et gauche. Ces orifices sont disposés de telle façon que l'artère pulmonaire s'ouvre dans le cœur droit tout près de l'orifice de la crosse aortique gauche, tandis que dans la portion gauche du ventricule s'ouvre la seule crosse aortique droite. Lors de la contraction du ventricule le sang de l'oreillette droite passé dans la moitié correspondante du ventricule est chassé de préférence dans le tronc pulmonaire et dans la crosse gauche, tandis que celui de l'oreillette gauche, artéril par conséquent, passe dans la crosse droite, laquelle a d'ailleurs capté tous les troncs antérieurs du système artériel (fig. 268) qui s'ouvrent sur elle et qui portent ainsi à la tête du sang artériel presque pur, tandis que les parties du corps situées en arrière de la réunion des deux crosses droite et gauche reçoivent du sang mixte.

Le perfectionnement de l'appareil se fait par un cloisonnement plus parfait du ventricule qui va du même pas que le perfectionnement de la surface respiratoire. Mais, comme le fait déjà prévoir ce qui a été dit à propos de celle-ci, ce perfectionnement n'est point graduel et continu, il s'opère de diverses manières, à l'aide de procédés multiples et du concours de dispositions anatomiques différentes pour chaque cas. La subdivision du tronc artériel en trois troncs voisins qui donne lieu à la formation des deux crosses aortiques est étroitement liée au cloisonnement incomplet du cœur en rapport lui-même avec la faible étendue de la surface respiratoire comme l'a aussi remarqué SPITZER (1919-21). Dans les cœurs à ventricules séparés les deux ventricules ayant à peu près la même capacité et se contractant synergiquement doivent envoyer dans le système artériel une quantité de sang

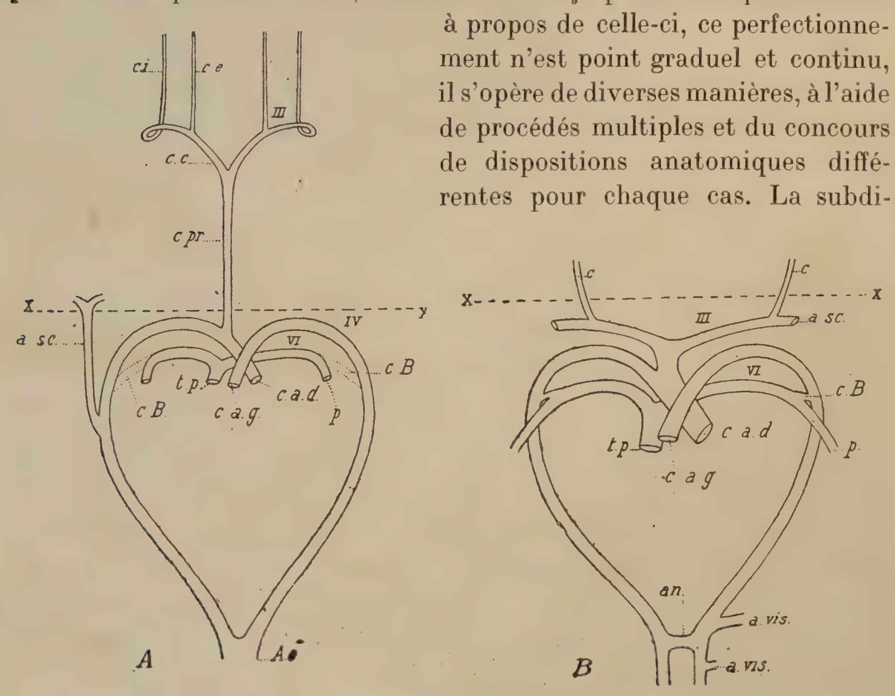


FIG. 268. — *Les dérivés des arcs aortiques chez les Reptiles, vus par la face ventrale* (schématique).

A. *Varan*, type avec arc carotidien situé à l'extrémité distale du cou. — B, *Thalassochelys*, type avec arc carotidien situé à la base du cou ou dans le tronc. La figure étant vue par la face ventrale, le tronc pulmonaire devrait être situé en avant des crosses aortiques, mais on l'a rejeté en arrière pour laisser voir le croisement de ces dernières ; — III, arc carotidien (troisième arc aortique) ; — IV, crosses aortiques (quatrième arc) ; — VI, artères pulmonaires (sixième. arc).

Ao., aorte ; — *an.*, anastomose abdominale entre les deux crosses aortiques ; — *a. sc.*, artère sous-clavière ; — *a. vis.*, artères viscérales ; — *c.*, carotide ; — *c. a. d.*, crosse aortique droite ; — *c. a. g.*, crosse aortique gauche ; — *c. B.*, canal de Botal ; — *c. c.*, carotide commune ; — *ce* et *ci*, carotides externe et interne ; — *c. pr.*, carotide primitive ; — *p.*, artère pulmonaire ; — *t. p.*, tronc pulmonaire ; — *X*, *X*, ligne indiquant la limite entre le cou et le tronc.

sensiblement égale à chaque systole. Mais si ce sang est distribué à deux territoires d'une étendue très inégale, il arrivera un moment où celui des ventricules qui correspond au plus petit des deux territoires vasculaires ne pourra point écouler son contenu qui le distendra de plus en plus. Or c'est bien le cas de l'appareil respiratoire des Reptiles dont le réseau capillaire est si restreint par rapport à ceux du reste de l'organisme. Dans un tel cas la présence à côté de l'artère pulmonaire d'un second tronc artériel comme la crosse gauche, qui permet de décharger le ventricule, sera donc une disposition favorisante. L'imperfection de la cloison ventriculaire s'ajoute à ce premier moyen de décharge du ventricule droit dans les cas où la surface pulmonaire est plus réduite, comme chez les Sauriens et chez les Chéloniens, contrairement aux Crocodiles qui ont des ventricules distincts. En un mot le cloisonnement incomplet du ventricule n'apparaît pas chez les Reptiles comme une étape obligée du dédoublement ventriculaire, mais bien comme une disposition corrélative d'autres conditions de la vie reptilienne, c'est-à-dire d'une surface respiratoire réduite, et de ce fait, aggravant encore cette condition, que la respiration peut être longuement suspendue chez beaucoup de ces animaux. On sait en effet que dans ce cas, la circulation pulmonaire s'arrête et que le ventricule droit se distend de plus en plus. Le pertuis de Panizza des Crocodiles semble justement destiné à pallier cette distension et à donner les moyens de ramener les choses à l'état normal. Cet orifice creusé dans la paroi commune des deux crosses aortiques droite et gauche, au-dessus de leurs valvules sigmoïdes, est disposé de telle façon que, lorsque la pression augmente dans le ventricule droit et par suite dans la crosse aortique gauche, une partie du sang veineux contenu dans celle-ci passe par le pertuis dans la crosse droite, et arrive par elle jusqu'aux centres bulbaires où elle provoque des mouvements réflexes qui amèneront l'animal à respirer de nouveau.

Le cloisonnement complet du cœur des Crocodiles, amendé par l'existence de la crosse aortique gauche, est le summum du développement cardiaque chez les Reptiles. Il diffère profondément de celui du cœur des Oiseaux et des Mammifères. Chez ces derniers il n'y a jamais qu'une crosse aortique débouchant dans le ventricule gauche c'est la droite chez les premiers, la gauche chez les seconds; le cloisonnement du ventricule a sa raison d'être dans le passage de la circulation simple du début à la circulation double ; il est lié à la respiration pulmonaire qui aboutit à une séparation parfaite des deux sangs, tandis que chez les Crocodiles cette séparation n'existe que dans une partie du système circulatoire à cause de la présence des deux crosses aortiques. De plus chez les animaux où la séparation des cavités ventriculaires précède l'éta-

blissement de la respiration aérienne, le canal de Botal, formé par une partie de la sixième crosse aortique (arc pulmonaire) permet la décharge dans la circulation générale d'une partie du contenu du ventricule droit. C'est là un fait physiologique comparable à ce qui se passe chez les Reptiles, mais il est obtenu par une autre disposition anatomique, c'est-à-dire

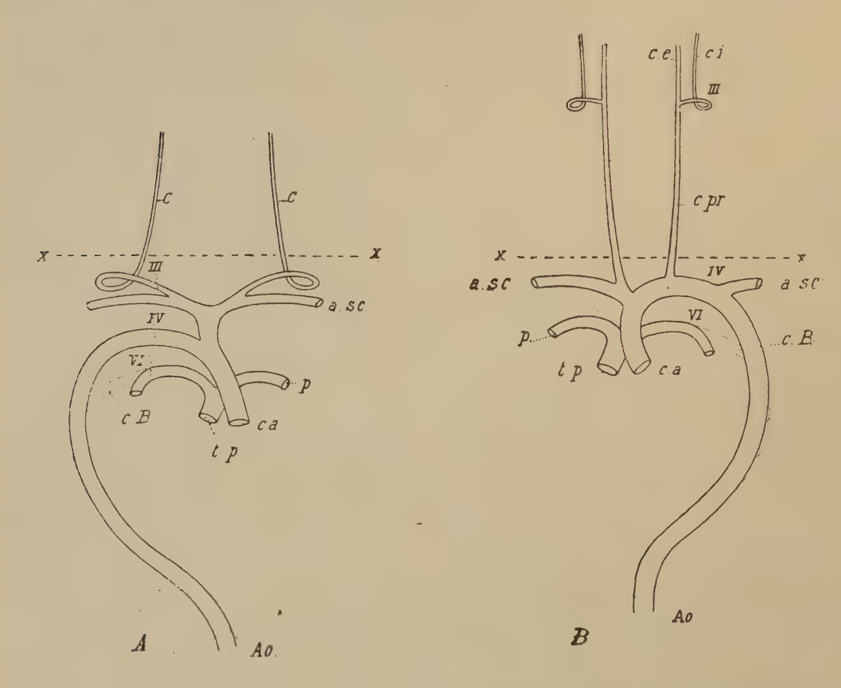


Fig. 269. — *Les dérivés des arcs aortiques chez les Oiseaux et les Mammifères, vus par la face ventrale* (schématique).

A, Oiseau ; — B, Mammifère.

III, arc carotidien (troisième arc) ; — IV, crosse aortique (quatrième arc) ; — VI, artères pulmonaires (sixième arc).

Ao., aorte ; — *a. sc.*, artère sous-clavière ; — *c. a.*, crosse aortique ; — *c. B.*, canal de Botal ; — *c.*, carotide ; — *c. e.*, carotide externe ; — *c. i.*, carotide interne ; — *c. pr.*, carotide primitive ; — *p.*, artère pulmonaire ; — *t. p.*, tronc pulmonaire ; — *X*, *X*, ligne indiquant la limite entre le tronc et le cou.

par le dernier arc aortique toujours en rapport avec le cœur droit et non par la formation d'une double crosse appartenant au 4e arc et se continuant vers le cœur par deux troncs séparés. Enfin il faut signaler le fait remarquable que le canal de Botal se rencontre même chez les adultes dans les grands Cétacés. Il a été trouvé avec des dimensions appréciables chez un *Balaenoptera musculus* long de 19 mètres, chez un *B. Sibbaldii* de 25 mètres, chez un Cachalot de 5 mètres, et Bouvier,

qui rapporte ces données (1889) l'a observé chez un jeune Baleinoptère long de 4 mètres, où il admettait une sonde de la grosseur d'un crayon, et chez *Hyperoodon rostratus* adulte, où son calibre mesurait trois à quatre millimètres (Bouvier 1892). Cette perméabilité doit certainement jouer un rôle chez des animaux exposés à prolonger leurs plongées et à surcharger ainsi leur cœur droit qui peut alors se vider par ce canal de dérivation. L'absence de ce dernier chez les Dauphins et les Marsouins s'explique sans doute parce que ceux-ci sont, beaucoup plus que les précédents, des animaux de surface.

Ces divers arrangements montrent comment, sur un même canevas organique, de multiples adaptations peuvent prendre naissance par l'utilisation différente des unes ou des autres de ses parties et non par le développement progressif de celles-ci.

5° **Autres exemples de corrélation.** — Les corrélations rapportées ci-dessus sont des arrangements organiques nécessités par des dispositions mécaniques ou topographiques très évidentes, elles sont donc faciles à apercevoir dès que l'on étudie l'ensemble de l'individu et non ses parties isolées. Il en est d'autres moins directes et à première vue moins évidentes, par exemple celles qui existent entre le squelette de l'aile des Oiseaux et les plumes, entre le vol et le mode de reproduction ou bien certaines corrélations histologiques.

On a imaginé parfois que les premiers Oiseaux avaient possédé d'abord un patagium, qui s'était ensuite couvert de plumes, lesquelles l'auraient peu à peu remplacé. Mais s'il y avait un patagium quel besoin y avait-il de plumes ? Les Chauves-Souris s'en passent fort bien, et quelques-unes volent à merveille. Les plumes remplissent le même rôle que le patagium, elles forment la surface portante ; si cette dernière existe déjà, pourquoi se développeraient-elles ? De plus, un patagium d'animal volant est toujours soutenu par un squelette (doigt unique des Ptérodactyles, ou multiples des Chiroptères), où aurait été le soutien des Oiseaux ? On ne voit ni dans leur ontogénie, ni dans leur anatomie comparée de rayons allongés capables de remplir ce rôle, et leurs doigts sont toujours courts. L'Archæopteryx ne forme aucunement un intermédiaire entre les différents types volants énumérés ci-dessus, car si ses doigts sont libres et plus longs que ceux des Oiseaux, ni eux ni leurs métacarpiens ne sont disposés de manière à pouvoir soutenir un patagium. D'ailleurs ce dernier n'existe point et il y a une lame de pennes comme chez les Oiseaux. Par conséquent bien qu'on ne sache pas encore parfaitement comment les rémiges de l'Archæopteryx étaient en rapport avec leur main, il y a cependant un

rapport évident entre la forme de l'aile et l'existence de plumes, et c'est un exemple très net de corrélation.

Bianconi (1874, p. 273 et suiv.) a montré que les animaux volants ne pouvaient pas porter plusieurs embryons à la fois, parce que leur répartition le long d'un oviducte allongé changerait le centre de gravité et par suite contrarierait le vol. Aussi, chez ceux de ces animaux qui produisent plusieurs petits, le mode de génération est ovipare et les œufs, pondus successivement, ne se trouvent jamais à la file (Oiseaux). Chez les Mammifères, dont le type ne paraît pas s'accommoder de l'oviparité, sauf dans les cas des Monotrêmes, les animaux volants ne produisent qu'un, ou au plus deux petits à la fois (Chiroptères). En conséquence l'utérus des Chiroptères tend à devenir unique et globuleux comme celui de l'Homme. Les mamelles sont pectorales, c'est-à-dire placées près du centre de gravité, de sorte que le petit qui est attaché à sa mère pendant toute la lactation, et transporté par elle dans son vol, ne gêne point son équilibration comme il le ferait si les mamelles étaient abdominales. Utérus simple et mamelles pectorales sont des caractères de Primates, et comme les Chauves-Souris avaient été placées autrefois dans ce groupe on ne s'en est pas trop étonné, mais après les remarques de Bianconi, il est permis de se demander si ces caractères des Chauves-Souris peuvent vraiment être pris comme tels, c'est-à-dire comme marques de leur parenté avec les Primates ou bien, et cela paraît plus probable, s'ils ne représentent pas tout simplement une condition de leur adaptation au vol. Dans ce cas ils perdent toute signification au point de vue des affinités réelles et ne doivent plus être regardés comme caractères systématiques, mais simplement comme des structures nécessaires, absolument indépendantes des structures similaires observées dans d'autres cas, et sans aucun rapport génétique avec elles.

Au point de vue histologique il y a plus de relations entre les écailles cornées des Reptiles et les plumes des Oiseaux nées tous deux sur un épiderme dépourvu de *couche granuleuse*, qu'entre elles et les poils des Mammifères engendrés sur un épiderme pourvu de cette couche et qui en renferment eux-mêmes un équivalent très remarquable dans leur gaine interne. Les poils rudimentaires du museau des Cétacés, dont l'épiderme n'a pas de couche granuleuse, diffèrent profondément des autres et manquent de gaine interne. D'autre part le renouvellement des écailles et des plumes se produisant périodiquement, à des intervalles beaucoup plus grands que celui des poils qui s'effectue en quelque sorte d'une manière permanente, est vraisemblablement lié aussi à l'absence de la couche granuleuse. Si l'on réfléchit que ces mues périodiques chez les Sauropsidés coïncident pour beaucoup d'entre eux

(Reptiles) avec des poussées de croissance on entrevoit une corrélation certaine entre la structure de l'épiderme et les cycles de la nutrition. Toutefois cette corrélation n'est pas aussi claire que dans les cas cités plus haut. Il lui manque la preuve que ces dispositions histologiques sont bien complémentaires les unes des autres, caractère indispensable des corrélations. Il est bien probable aussi que les caractères histologiques particuliers des différentes classes des Vertébrés (pp. 623-625) dépendent de corrélations multiples avec le reste de l'organisation, mais celles-ci sont encore trop mal connues et demandent de nouvelles observations.

6° **Structures isolées et adaptations spéciales.** — Nous réunirons sous ce titre quelques exemples de structures qui sont limitées à certaines espèces seulement d'un groupe et offrent par conséquent un caractère frappant d'indépendance et pour ainsi dire de spontanéité. Ainsi les glandes sudoripares manquent totalement chez le Chien et cette circonstance entraîne la participation très active du poumon à la régulation de la température. Par sa ventilation très rapide et qui s'accelère lorsque la température de l'animal s'élève, le poumon abaisse cette dernière. Le concours établi entre ces deux organes, peau et poumons, ne s'est sans doute pas réalisé graduellement, et n'a été précédé par aucune modification pouvant permettre de la supposer. C'est en somme quelque chose d'aussi nouveau que le cas de la Taupe avec son coracoïde-clavicule en rapport avec l'orientation nouvelle du bras.

Les créations nouvelles d'organes adaptés à un rôle spécial, et qui ne répètent rien, ne sont d'ailleurs point aussi rares qu'on le croirait d'après certaines théories. Agar (1909, p. 373 et suiv.), a décrit, dans les griffes des embryons de divers Onguiculés (Edentés, Rongeurs, Insectivores, Carnivores, Chiroptères, Oiseaux, Sauriens), une structure embryonnaire additionnelle qu'il appelle le *néonychium* et qui disparaît à la naissance. Dans les fœtus de Tatous c'est une sorte d'enveloppe mousse, formée d'un tissu plus lâche que la muraille et que la sole, et qui les recouvre toutes deux. Le plus souvent c'est une masse molle, limitée à la face ventrale de la griffe de manière à remplir sa concavité et à en émousser la pointe qui, ainsi, n'est plus exposée à déchirer les membranes de l'œuf pendant les mouvements du fœtus. Cette intéressante adaptation embryonnaire avait été déjà signalée en 1822 par de Blainville chez les fœtus de Chat.

Bashford Dean (1904, p. 14), a montré également dans l'œuf de la Chimère une adaptation particulière de la coque qui ne peut être expliquée que par une sorte de prévision de son rôle. Enfin chez l'Homme la

présence de poils dans le creux axillaire, autour des orifices génitaux et du pli de l'aine est également une adaptation nouvelle en rapport avec la structure de la peau et la nécessité de protéger celle-ci contre la macération. Cette prolifération pileuse est nouvelle non seulement en ce qu'elle est placée en des points où rien ne la fait prévoir chez les autres Mammifères, mais aussi en ce qu'elle est contraire à la disposition des poils de ces derniers plus abondants à la face dorsale qu'à la ventrale. On trouvera d'autres exemples de dispositions anatomiques isolées à la p. 651.

7º **Loi de corrélation** (CUVIER). — Cette loi est capitale en morphologie, elle est la clef de toute organisation. Pourtant elle a été souvent l'objet de vives critiques. Faut-il donc douter de sa valeur ? En aucune façon. Il y a lieu en effet de considérer deux choses, la loi elle-même et les applications qui en ont été faites. La loi est inattaquable et les plus grands anatomistes l'acceptent, mais certaines de ses applications ont donné lieu à quelques erreurs parce qu'on a voulu trop lui demander. CUVIER qui, grâce à elle, avait admirablement compris l'anatomie des Vertébrés, s'en est servi en paléontologie, dont il est le fondateur, pour interpréter avec le succès que l'on sait, certains débris d'animaux disparus. C'est elle qui lui a permis de reconnaître pour un Reptile le Ptérodactyle, pris pour un Mammifère par un anatomiste tel que SŒMMERING, c'est elle qui l'a guidé dans sa magnifique détermination des os du crâne des Crocodiles, dans celle des restes des Éléphants fossiles et dans tant d'autres descriptions qui rendent si attrayante et si instructive la lecture de ses « Ossements fossiles ». Encouragé par d'aussi brillants résultats, il a cru que des pièces aussi spéciales qu'une dent ou une phalange terminale pouvaient caractériser un ordre, et permettre par conséquent d'affirmer son existence sur ces seuls vestiges. Il a commis sur ce point quelques erreurs qui seront signalées plus loin. Mais en anatomie comparée il avait une conception beaucoup plus juste de la portée exacte et des limites de la loi de corrélation, comme le montreront les citations suivantes empruntées à ses leçons (2e édit. t. I).

Après avoir fait remarquer que « ce qui est commun à chaque genre d'organes, considéré dans tous les animaux, se réduit à très peu de choses et que les organes affectés au même emploi ne se ressemblent souvent que par les faits qu'ils produisent » tandis que leurs différences, surtout dans le détail sont innombrables, il ajoute « qu'en supposant chacune [des différences d'un organe] unie successivement avec celle de tous les autres, on produirait un nombre très considérable de

combinaisons qui répondraient à autant de classes d'animaux ; mais ces combinaisons qui paraissent possibles lorsqu'on les considère d'une manière abstraite, n'existent pas toutes dans la nature, parce que dans l'état de vie les organes ne sont pas simplement rapprochés, mais qu'ils agissent les uns sur les autres et concourent tous ensemble à un but commun. D'après cela les modifications de l'un d'eux exercent une influence sur celles de tous les autres. Celles de ces modifications qui ne peuvent point exister ensemble s'excluent réciproquement, tandis que d'autres s'appellent pour ainsi dire, et cela non seulement dans les organes qui sont entre eux dans un rapport immédiat, mais encore dans ceux qui paraissent au premier coup d'œil les plus éloignés et les plus indépendants » (p. 48-49).

Il énumère ensuite les rapports qu'il y a entre la respiration et la circulation, entre les organes digestifs et ceux du mouvement ou de la sensibilité. Les relations qui existent entre toutes les parties du système des organes de mouvements, l'amènent à dire (p. 58), qu' « il n'est *presque* aucun os qui varie dans ses facettes, dans ses courbures, dans ses proéminences, sans que les autres subissent des variations proportionnées ; et on peut aussi, à la vue d'un seul d'entre eux, conclure *jusqu'à un certain point* celle de tout le squelette. » Les mots soulignés, et qui ne le sont pas dans le texte, montrent bien que Cuvier ne poussait pas la loi de corrélation jusque dans ses conséquences extrêmes et qu'il en voyait parfaitement les limites. La suite le fera mieux ressortir encore. Il écrit en effet à la page suivante (p. 59). « En demeurant toujours dans les bornes que les conditions nécessaires de l'existence prescrivaient, la nature s'est abandonnée à toute sa fécondité dans ce que ces conditions ne limitaient pas ; et sans sortir jamais du petit nombre des combinaisons possibles entre les modifications essentielles des organes importants, elle semble s'être jouée à l'infini dans toutes les parties accessoires. Il ne faut pas pour celles-ci qu'une forme, qu'une condition quelconque soit nécessaire ; *il semble même souvent qu'elle n'a pas besoin d'être utile pour être réalisée ; il suffit qu'elle soit possible* (1), c'est-à-dire qu'elle ne détruise pas l'accord de l'ensemble. Aussi trouvons-nous, à mesure que nous nous éloignons des organes principaux, et que nous nous rapprochons de ceux qui le sont moins, des variétés plus multipliées ; et lorsqu'on arrive à la surface, où la nature des choses voulait que fussent précisément placées les parties les moins essentielles et dont la lésion est la moins dangereuse, le nombre des variétés devient si considérable, que tous les travaux des naturalistes n'ont pu encore parvenir à en donner une idée. »

(1) Non souligné dans le texte.

Ces dernières lignes ne paraissent-elles pas prévoir justement les objections qui ont été faites plus tard à la loi de corrélation, ne montrent-elles pas qu'il connaissait à merveille la richesse des combinaisons possibles. S'il l'a oubliée dans certains cas c'est qu'il fut entraîné par le désir d'utiliser tous les matériaux, même insuffisants, qu'il avait recueillis, et par la nature des fossiles qu'il observait, tous relativement récents, voisins des animaux actuels qu'il connaissait si bien et paraissant par suite devoir présenter les mêmes combinaisons organiques.

Sa conclusion revient encore sur cette multiplicité des combinaisons possibles dans les détails, en même temps qu'elle précise l'importance des corrélations pour la limitation du nombre des grands types. «... La nature inépuisable dans sa fécondité, et toute puissante dans ses œuvres, si ce n'est pour ce qui implique contradiction, n'a été arrêtée dans les innombrables combinaisons de formes d'organes et de fonctions qui composent le règne animal, que par les incompatibilités physiologiques ; elle a réalisé toutes celles de ces combinaisons qui ne répugnent pas, et ce sont ces répugnances, ces incompatibilités, cette impossibilité de faire coexister telle modification avec telle autre, qui établissent entre les divers groupes d'êtres ces séparations, ces hiatus qui en marquent les limites nécessaires, et qui constituent les embranchements, les classes, les ordres et les familles naturelles. » (p. 64).

Ces longues explications corrigent ce qu'il y a de trop absolu dans la dernière phrase de la loi de corrélation telle qu'elle est énoncée dans les « Ossements fossiles. » « Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont les parties se correspondent mutuellement et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi ; et par conséquent chacune d'elles prise séparément indique et donne toutes les autres. » Il est bien évident qu'une partie quelconque prise séparément n'indique et ne donne pas toutes les autres ; les parties accessoires sont trop multiples, donnent lieu à des combinaisons trop variées pour avoir une telle valeur.

Aussi lorsqu'il voulut s'appuyer sur des débris insuffisants, CUVIER commit certaines erreurs. DE BLAINVILLE, qui ne manque jamais de le prendre en faute, fait remarquer (Ostéog. T. IV p. 167 et suiv.) qu'il rapprocha successivement les dents du Palæotherium, de celles des Chiens, puis de celles des Rhinocéros ; qu'il rangea d'abord les Palæotherium parmi les Tapirs, qu'il attribua au genre Anoplotherium des os de Palæotherium et ainsi de suite. Il cite aussi ses incertitudes sur la véritable nature du Dinotherium regardé d'abord par lui comme un Tapir, puis considéré par d'autres comme un Paresseux, un

Phoque, un Cétacé, un Lamantin, et il se range à l'idée de KAUPP qu'il n'y a « rien de moins infaillible que certaines théories, qui sur la vue d'un fragment d'ossement prétendent reconstruire à l'instant tout l'animal. (Ostéogr. Art. Dinotherium, p. 17). »

Plus tard on s'aperçut que CUVIER avait pris des phalanges de *Calicotherium* pour celles d'un Pangolin gigantesque alors que c'est un vrai herbivore. GAUDRY, OSBORN, BOULE, etc., s'élevèrent en différentes occasions contre la loi de corrélation. OSBORN (1910, p. 2-4), soutient qu'il n'y a pas d'invariable association entre les différentes parties des Mammifères. Il y a un nombre illimité de combinaisons entre pieds, membres, crâne et dents. Il est impossible de prédire l'entière structure avec une seule partie. Ainsi le Singe américain eocène *Notharctus* a des membres arboricoles et des dents très voisines de celles d'*Orohippus* qui vit sur le sol et est coureur. Ses dents l'auraient fait prendre pour un Ongulé. Donc les dents ne nous font point connaître la forme des ongles, ni ceux-ci celles des dents.

Tout ceci est parfaitement vrai, mais c'était pour ainsi dire prévu par CUVIER lui-même comme le montrent les citations ci-dessus. Par conséquent s'il faut se garder de vouloir reconstituer un être à l'aide de quelques-unes de ses parties seulement — et c'est là une faute de laquelle ne savent pas toujours se garantir même les paléontologistes qui l'ont parfaitement reconnue chez les autres — il se faut se garder encore davantage de rejeter la loi de corrélation telle que l'a expliquée et développée CUVIER dans ses leçons sur l'anatomie comparée, mais se rappeler les paroles de GEGENBAUR (1874, p. 69) qui mettent en sa vraie valeur cette loi célèbre et qui montrent ce que l'on peut en attendre pour la compréhension des organismes.

« Comme il découle de la notion de la vie qu'elle est l'expression harmonique d'une somme de phénomènes se causant les uns les autres en vertu d'une loi, on ne saurait considérer aucune fonction d'un organe pouvant exister par elle-même. Tous les organes sont en rapports plus ou moins étroits entre eux, ces rapports, qui constituent les corrélations de CUVIER, nous montrent le chemin par lequel nous pouvons arriver à une appréciation rationnelle de l'organisme animal. Celle-ci comporte avant tout l'estimation de l'organisme comme un tout individuel qui dépend de ces parties comme chacune d'elles commande les autres. »

Cette formule est la vraie ; le seul moyen de comprendre un organisme est de le considérer comme un tout individuel dont toutes les parties sont liées. Comme le disait CUVIER (Anat. comp. 2e éd. T. I, p. 161) on verra « que toutes ces parties du squelette sont admirablement adaptées à la nature de chaque animal, qu'elles concourent toutes à le

faire ce qu'il est ; c'est là, selon nous, la véritable loi qui a présidé à leur disposition. » Ce qu'il disait du squelette s'étend d'ailleurs comme il l'a indiqué en d'autres passages, à toutes les parties du corps.

Certaines corrélations s'aperçoivent au premier coup d'œil. D'autres demandent beaucoup plus d'attention, mais il faut toujours, avant d'en admettre une, la discuter de la manière la plus approfondie et s'entourer de toutes les garanties que peuvent donner l'observation comparative la plus minutieuse et l'expérimentation lorsque celle-ci est possible. Ceci entendu, on ne saurait trop s'attacher à saisir ce côté de l'organisation. C'est le seul moyen d'avoir une idée complète d'un être, de le comprendre, et l'on est surpris, dans la pratique, des clartés que cette méthode apporte dans l'étude, de la facilité qu'elle donne pour apprendre et pour retenir la complexité des dispositions anatomiques. Les possibilités d'erreur, toujours à redouter comme le montrent les exemples rapportés ci-dessus, sont d'ailleurs beaucoup diminuées lorsqu'on ne s'adresse pas à des parties isolées et seules connues d'un animal, mais à celui-ci tout entier.

BIBLIOGRAPHIE

BLAINVILLE (H.-M.). DUCROTAY DE. — *De l'organisation des animaux...*, t. I, 1822.
— *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire*, etc. Paris, 1839-1852.

BIANCONI (J.-Jos.).— *La théorie darwinienne...* Bologna, 1874.

GEGENBAUR (C.). — *Manuel d'Anat. comparée*, trad. franç. par C. Vogt, Paris, 1874.

HUXLEY (TH.).— *Éléments d'Anat. comp. des Vertébrés*, trad. franç. par Mme Brunet. Paris, 1875.

BOUVIER (E.-L.). — *Les Cétacés souffleurs.* Lille, 1889.
— *Observations anatomiques sur l'Hyperoodon.* Ann. Sc. Nat., vol. XIII, 1892.

VIALLETON (L.).— *Étude sur le cœur des Lamproies*, etc. Arch. d'Anat. microsc., t. VI, fasc. II et III, 1903.

DEAN, BASHFORD.— *Merveilleux cas d'adaptation de l'œuf de Chimaera Colliei.* Comptes rend. Soc. de Biologie, 1904.

GAUDRY (A.).— *Fossiles de Patagonie. Les attitudes de quelques animaux.* Ann. de Paléontologie, t. 1, 1906.

NOPCSA (F.). — *Ideas on the Origin of Flight.* Proced. Zool. Soc. 1907.

VIALLETON (L.).— *Sur les arcs viscéraux et leur rôle topographique chez les Vertébrés.* Archives d'Anat. microscopique, t. X, fasc. I, 1908.

AGAR (W.-E.).— *On an embryonic Appendage of the Claws of the Amniota.* Anat. Anz. Bd. 35, 1909.

OSBORN (H.-F.). — *The Age of Mammals*, New-York, 1910.

EATON (G.-F.).— *Osteology of Pteranodon*, Memoirs Connecticut Acad. of. Arts and Sciences, vol. II, 1910.

JAECKEL (OTTO).— *Die Wirbeltiere.* Berlin, 1911.

VIALLETON (L.).— *Éléments de Morphologie des Vertébrés.* Paris, O. Doin, 1911.

JUILLET (A.).— *Recherches anatomiques, embryologiques, histologiques et comparatives sur le poumon des Oiseaux.* Thèse sciences, Paris, 1912.

ABEL (O.). — *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere.* Stuttgart, 1912.

BOULE (M.). — *L'Homme fossile*, etc. Ann. de Paléont., t. VIII, 1913.

VIALLETON (L.).— *Développement et fonctions des griffes de l'aile chez les Oiseaux. Leur rôle probable chez l'Archæopteryx.* Ann. du Mus. Hist. Nat. de Marseille, t. XV, 1915-1916.

LULL (R.-S.). — *Organic evolution.* New-York, 1917.

CARAZZI (D.). — *Il dogma dell'evoluzione.* Firenze, F. le Monnier, 1920.

OSBORN (H.-F.). — *L'origine et l'évolution de la vie.* Edit. française, 1921.

SPITZER (A.).— *Ueber die Ursache und d. Mechanis m. d. Zweitheil. d. Wirbeltierherzens.* Archic für Entwickelungs Mechanik. 1919 et 1921.

THOORIS (Al.). — *Classement morph. de 50 athlètes...* C^tes rendus Acad. Sc., mars 1921.

CHAPITRE III

TRANSFORMISME ET SYSTÉMATIQUE

La classification naturelle, disait SACHS (Traité de Botanique, p. 1107), représente les relations actuelles de parenté des formes vivantes. « Une espèce se compose de toutes les variétés qui viennent de sortir d'une forme originelle ; un genre se compose de toutes les espèces issues d'une souche plus âgée et qui, dans le cours des temps ont acquis des différences plus grandes ; une famille embrasse tous les genres qui sont descendus par variation d'un type encore plus ancien. La forme primitive d'une classe, la souche originelle d'un groupe tout entier appartient à un passé beaucoup plus reculé encore, et enfin il y a dû y avoir un temps où une première plante, placée à l'origine de la série des développements du règne végétal, a été le type primordial d'où sont descendues par variations toutes les formes ultérieures. »

Les choses se sont-elles vraiment passées ainsi, peut-on voir des formes successives avec les caractères correspondants à cette définition et se développant dans l'ordre indiqué ? Pour en juger il faut examiner les diverses catégories employées en systématique, essayer de voir leur valeur réelle et leur signification, en recherchant tout ce qui peut contribuer à mettre celles-ci en lumière.

Une telle préoccupation paraîtra peut-être superflue sinon tout à fait désuète. Les classifications ne sont-elles pas de simples jeux de l'esprit sans aucune valeur objective ? Ne sont-elles pas condamnées par leur instabilité même et par les discordances qu'elles présentent chez les différents auteurs ? Certes tout n'est pas à accepter les yeux fermés dans la systématique ; elle présente, comme toute chose, ses défauts et ses abus. Mais les classifications ont cependant pour elles cette preuve considérable de validité, que toutes les découvertes dues aux explorations sous-marines ou géographiques faites depuis cent ans n'ont point nécessité de remaniements sérieux de leurs cadres (L. JOUBIN). Il a fallu augmenter le nombre des cases, en dédoubler plusieurs, multiplier les divisions secondaires, mais le fonds est resté le même, preuve que la méthode de la systématique exprime bien une réalité profonde. Les discussions et les désaccords résultent bien plus de la faute des savants que de l'imperfection de l'instrument mis entre leurs mains.

D'autre part les classifications sont le s ul moyen de prendre une vue d'ensemble des formes de la vie. Cela seul justifierait déjà la part importante que nous leur donnons ici, si elles n'avaient pas en outre l'avantage de nous faire pénétrer très profondément dans la connaissance de ces formes, en nous montrant la réalité de types morphologiques incontestables, ce qui est une des faces du grand problème de la vie. « La biologie tout entière pourrait être définie la science du type par l'individu « disait Is. Geoffroy-St-Hilaire. *Hist. nat. des règnes organiques.* T. II, 2e part. p. 269. Il est impossible de mettre plus en relief l'importance des types et de mieux justifier l'examen que nous allons faire maintenant.

Article I. — Caractères généraux et subordination réciproque des catégories de la systématique

Le règne animal est divisible en huit ou dix formes primordiales (embranchements ou phylums). Ces types sont absolument irréductibles les uns aux autres dans l'état actuel et ne peuvent se rattacher entre eux que par leur origine aux dépends d'une forme initiale très simple de la valeur d'une gastrula par exemple ou à peine supérieure à celle-ci, dont elles seraient toutes issues en s'en écartant promptement dans des directions divergentes. Les principaux embranchements sont ceux des Protozoaires, Cœlentérés, Echinodermes, Vers, Mollusques, Arthropodes, Prochordés, Vertébrés. Leur nombre peut être augmenté par le dédoublement de certains d'entre eux, comme par exemple la division des Cœlentérés en Cnidaires et Spongiaires. Ces subdivisions dépendent beaucoup du sentiment personnel des auteurs qui ont une tendance à mettre en relief les groupes qu'ils ont particulièrement étudiés.

Certains de ces dédoublements paraîtront peut-être insuffisamment justifiés, lorsqu'on aura vu plus loin les différences considérables que peuvent présenter des types appartenant incontestablement à un même groupe. D'autres au contraire ont été rendus nécessaires par une connaissance plus approfondie des formes animales et des différences qui les séparent. Ils ne diminuent en rien la valeur des catégories systématiques, bien au contraire, car ils nous font mieux comprendre l'importance des modifications qui peuvent séparer diverses formes trop hâtivement réunies ; ils nous montrent d'une manière plus parfaite l'existence de types bien nets et les différences qui les séparent de leurs voisins.

Dans certains cas on a cru devoir faire dans un embranchement des coupures nettes, suivies de groupements nouveaux ne tenant pas compte

des sous-embranchements déjà proposés. Ainsi on a opposé comme Agnatha (sans mâchoires) les Cyclostomes à tous les autres Vertébrés réunis en Gnathostomes. Le nom d'Agnatha fait bien ressortir une particularité très intéressante des Cyclostomes, mais en les séparant des Poissons on méconnaît totalement leur véritable nature. Les Cyclostomes sont en effet de véritables Poissons, déformés par le parasitisme, mais que toute leur structure relie incontestablement aux Poissons. De plus c'est une faute grave en matière de classifications que de faire et d'opposer des groupes sur un seul caractère fût-il aussi important qu'une mâchoire. C'est mettre dans l'ombre tout ce qui, d'autre part, réunit aux autres les êtres groupés sous ce point de vue particulier, c'est oublier que l'ensemble des caractères et de l'organisation tout entière doivent seuls être pris en considération en systématique. Et s'il est bon de faire ressortir des oppositions de la nature de celle dont il vient d'être question, ce ne doit jamais être en fondant sur elles une classification nouvelle que le reste des faits ne justifie pas.

Une autre cause intervient pour compliquer les difficultés qui se présentent dans la comparaison des grandes divisions du règne animal, c'est l'inégalité de valeur, d'importance ou de complication des embranchements. Certains de ces derniers sont riches en formes, d'autres pauvres. Il est tout naturel que la valeur des catégories de même nom, classes, ordres, familles, genres, espèces, en lesquelles ces embranchements se divisent et qui se suivent et se subordonnent les unes aux autres suivant le rang de leur énumération, ne soit pas exactement la même dans les deux cas. Dans certains cas l'étude approfondie des formes a forcé de dédoubler ces cadres et même d'intercaler entre eux des divisions nouvelles, de sorte que l'ensemble des subdivisions systématiques entre lesquelles se répartit un groupe peut être donné par le tableau suivant :

1. EMBRANCHEMENT — sous-embranchement. 2. CLASSE — sous-classe. 3. ORDRE — sous-ordre.
4. FAMILLE — sous-famille. 5. TRIBU — sous-tribu. 6. GENRE — sous-genre. 7. SECTION — sous-section.
8. ESPÈCE — sous-espèce. 9. VARIÉTÉ — sous-variété. 10. FORME

Mais si l'infinie variété dans les détails nécessite parfois l'emploi de toutes ces catégories différentes, la morphologie n'a que peu à s'occuper d'elles, et il se trouve précisément que ces subdivisions innombrables se rencontrent là où l'organisation — qui est son principal objet — est la plus une, la plus indépendante, la plus précise, comme c'est le cas

pour les Oiseaux et les Téléostéens parmi les Vertébrés. Il suffit donc d'étudier successivement les principaux termes de la série systématique en empruntant leurs définitions essentielles au livre célèbre de L. Agassiz (1859).

1° **Embranchements.** — Les embranchements sont caractérisés par le plan de la structure, c'est-à-dire par les rapports réciproques des différents appareils. Ces rapports sont donnés, comme on l'a vu p. 556 par le mode de croissance ou de différenciation des feuillets embryonnaires, que l'on peut schématiser par les diverses évolutions de von Baer. L'opposition qui existe entre les divers embranchements s'accentue d'ailleurs par la nature différente de certains organes (organes des sens, appendices locomoteurs), par le groupement des organes en régions et par la constitution intime et les propriétés des tissus. Il en résulte une définition morphologique très précise lorsqu'on envisage, comme on le doit, toutes les parties, et qui situe parfaitement les divers embranchements les uns par rapport aux autres. Pour en donner une idée voici comment on peut caractériser l'embranchement des Vertébrés. Cette définition est presque entièrement basée sur les caractères tirés de l'embryon ou sur les premiers états des organes, parce que c'est le seul moyen de la faire exacte et convenant à tous.

Animaux bilatéraux, allongés, munis d'un squelette axial formé d'une tige cellulaire (chorde) entourée d'une gaine à différenciations multiples (élastique, cartilagineuse ou osseuse) et découpée en segments vertébraux ; pourvus d'un système nerveux central (cerveau et moelle) placé dorsalement à l'axe squelettique, tandis que la cavité viscérale est toujours située à la partie ventrale de ce dernier. Le système musculaire, initialement métamérique, est placé sur les côtés droit et gauche du squelette axial qui participe à sa métamérie dans la plus grande partie de son étendue, ainsi que les nerfs et les vaisseaux. Le corps est bipolaire avec une extrémité antérieure ou craniale et une extrémité caudale très différentes l'une de l'autre. L'extrémité antérieure forme la tête comprenant l'élargissement du squelette axial destiné à loger le cerveau et sur les côtés duquel s'ajoutent les capsules squelettiques des organes des sens (capsules nasale, oculaire, auditive), cette dernière entièrement encastrée dans les parois du crâne cérébral, les autres plus écartées de la boîte cranienne et contribuant à former en avant et sur ses côtés une région plus ou moins étendue, souvent bien supérieure en étendue au crâne proprement dit, la face, limitée en bas par le squelette buccal développé autour de l'extrémité orale du tube digestif aux dépens du squelette viscéral. Ce dernier dérive de parties propres

aux Vertébrés, les arcs viscéraux, formations embryonnaires qui consistent à ce moment en des sortes de côtes, formées sur les parois latérales de l'extrémité céphalique, par la coalescence de poches entodermiques émanées du pharynx avec l'enveloppe externe du corps. Ces poches s'ouvrant ensuite en manière de fentes découpent cette paroi latérale pharyngo-cutanée en arcs successifs, tandis qu'elles conduisent elles-mêmes du pharynx à l'extérieur. Les arcs viscéraux, toujours en petit nombre, sont bien différents par leur constitution, par leur topographie et par leur destinée, des baguettes branchiales du pharynx des Prochordés. Le premier d'entre eux forme le bord ventral de la bouche et fournit la plus grande partie du squelette des mâchoires, les autres forment le squelette branchial ou celui de l'appareil hyoïdien chez les Pulmonés.

Chez les embryons de tous les Vertébrés le feuillet moyen est formé de deux parties, le mésoderme proprement dit ou épithélial, et le mésenchyme, qui naît, en diverses places, du premier. Le mésoderme épithélial est divisé en deux parties l'une dorsale segmentée métamériquement en somites, réunis par un pédicule étroit, canaliculaire, (néphrotome) à la partie ventrale insegmentée (plaque latérale), qui se fend en deux lames séparées par la cavité générale (cœlome) : la lame fibro-cutanée qui est envahie secondairement par les produits segmentés de la partie dorsale, la lame fibro-intestinale, source des tuniques conjonctives et musculaires du tube digestif. Le cœlome s'étend à la face ventrale du squelette axial dans la portion moyenne du corps, et à la face ventrale du pharynx sous les arcs viscéraux jusqu'en arrière du premier arc. Il s'arrête du côté caudal avec la terminaison du tube digestif.

Les appendices locomoteurs ou membres sont au nombre de deux paires, jamais plus, de forme et de constitution très variées, mais toujours homologues entre eux et *ne ressemblant à aucun des appendices qui servent de membres dans les autres embranchements.* Ils sont supportés par des ceintures squelettiques plus ou moins compliquées, placées au voisinage des extrémités de la cavité viscérale et qui contribuent à former une partie de la charpente squelettique de celle-ci.

Le système circulatoire est représenté par un premier cercle périintestinal comprenant un vaisseau dorsal, aorte, et un ventral, veine sous-intestinale, dont la partie craniale, développée en cœur, se loge sous les arcs viscéraux dans la partie antérieure du cœlome et passe au vaisseau dorsal par des troncs suivant chacun un des arcs viscéraux. D'autres circuits s'implantent secondairement sur ce premier cercle. Le système digestif fournit toujours dans sa partie initiale l'appareil

respiratoire formé soit par des lamelles nées sur les arcs viscéraux, soit par des diverticules ventraux de la partie immédiatement consécutive à ces derniers (poumons). A sa terminaison caudale il entre, au moins initialement, en rapport avec les organes uro-génitaux. Ceux-ci sont formés (reins) par des segments mésodermiques (néphrotomes) interposés aux somites et à la plaque ventrale, et par un système de canaux longitudinaux consacrés aussi en partie au service des glandes génitales situées elles-mêmes entre les reins et le mésentère.

La moitié du corps située en dessus du squelette axial constitue l'épisome, et s'oppose nettement à la moitié ventrale ou hyposome par la rigueur avec laquelle l'ordre et la grandeur des segments y sont conservés, tandis qu'ils sont très modifiés dans l'hyposome où des déplacements considérables peuvent se produire à la suite du développement viscéral. Le corps est divisé par le groupement des organes dans le sens antéro-postérieur en régions (tête, tronc, queue).

Les tissus ont des propriétés spéciales. L'épiderme est toujours épais, pluristratifié, contrairement à celui de tous les autres embranchements ; le tissu conjonctif, susceptible de se présenter sous des formes multiples (tissus muqueux, conjonctif lâche, adipeux, fibreux, cartilagineux, osseux) et dont la substance fondamentale, collagène, prend un grand développement par rapport aux cellules, est toujours la source du squelette qu'il forme à l'aide de ses variétés fibreuse, cartilagineuse ou osseuse. Le sang, riche en globules, en contient toujours au moins deux sortes, dont les uns sont les vecteurs de l'hémoglobine et par suite sont colorés.

Cette définition est beaucoup trop longue il est vrai pour une diagnose systématique. Elle est cependant nécessaire pour bien faire ressortir les nombreux traits particuliers qui caractérisent les Vertébrés et les opposent à tous les autres. Elle montre notamment l'impossibilité de réunir les Vertébrés aux Prochordés qui s'en séparent très nettement par leur épiderme unistratifié, le tissu de leur chorde, leur tissu conjonctif incapable de donner du cartilage ou de l'os — si bien que la substance de soutien nécessaire à beaucoup d'entre eux sera fournie par une sécrétion de l'épiderme, la tunicine ; par la nature de leurs baguettes branchiales, si différentes des arcs viscéraux, par l'absence d'un véritable hyposome (distribution spéciale du cœlome) et, chez l'Amphioxus, par le manque de régions comparables à celles des Vertébrés, enfin par le petit nombre de leurs formes diverses opposé au grand nombre de celles des Vertébrés. En effet les Prochordés ne comprennent guère que 400 espèces à opposer aux 33.500 des Vertébrés actuels ; et parmi les Prochordés, l'Amphioxus est une forme isolée, unique, représentée

par un seul genre subdivisé quelquefois en six sous-genres et comprenant en tout une dizaine d'espèces.

L'embranchement se présente donc comme un type morphologique spécial, caractérisé non seulement par l'ordre de superposition des organes et l'arrangement particulier des axes autour desquels ceux-ci sont disposés, mais par une multitude d'autres traits (constitution et distribution des régions, structure des organes, particularités histologiques). Seul l'ensemble de tous ces faits morphologiques permet de définir l'embranchement.

L'existence dans des embranchements différents d'organes présentant des ressemblances plus ou moins étroites, par exemple des néphridies dans les Annélides et les Vertébrés, de corbeilles branchiales pharyngiennes chez ces derniers les Tuniciers et les Entéropneustes, ne doit pas être considérée comme la preuve de rapports généalogiques entre ces embranchements. En effet ces ressemblances sont le plus souvent assez grossières et n'ont que la signification générale de celles que l'on rencontre dans les tissus ou les organes affectés à des fonctions analogues (cellules nerveuses, fibres musculaires, tube digestif); en outre ces organes sont toujours isolés et ils ne jouent point un rôle essentiel dans la morphologie du type. D'ailleurs sous leurs ressemblances apparentes ils gardent dans chaque cas leur nature propre tenant à leur histologie et à leurs propriétés chimiques. Entre un tube segmentaire d'Annélide et le tube rénal d'un Vertébré il n'y a guère de commun que la forme tubulaire et l'ouverture, au moins temporaire, dans le cœlome, caractères qui dépendent avant tout des fonctions de l'organe.

Il y a entre les divers embranchements une sorte de hiérarchie établie d'après leur perfection physiologique. Mais cette perfection n'est point graduelle et sériée d'une manière continue avec l'état des embranchements voisins. Chaque embranchement est très isolé et se montre dès son apparition avec toutes les caractéristiques essentielles qui le distinguent. Il est dès le début aussi parfait morphologiquement qu'il peut l'être et c'est justement pourquoi sa durée est en quelque sorte indéfinie, ou en tous cas bien plus longue que celle de ses principales divisions. Et si parmi celles-ci, il en est de plus élevées que les autres, elles ne le doivent pas à un perfectionnement graduel des organes des plus basses, mais à un arrangement nouveau de ces organes.

Chaque embranchement comprend des formes capables de fonctions bien diverses et qu'on peut disposer dans une ou dans plusieurs séries plus ou moins longues et plus ou moins ramifiées, mais il garde toujours un caractère propre, imposé par son architecture. et qui lui assigne une place particulière dans le monde vivant. Ainsi les animaux du type

rayonné ont toujours un pouvoir locomoteur faible parce qu'une locomotion rapide est peu compatible avec cette forme. Les embranchements construits sur ce type géométrique sont mal organisés pour la locomotion et en même temps pour la poursuite de leur nourriture. Ils sont contraints par là à se contenter de proies minimes qui sont, pour les exemples indiqués ci-après, les suivantes : 1° animaux microscopiques ou de petite taille amenés à leur portée par les courants des eaux, ou par les tourbillons qu'ils déterminent eux-mêmes à l'aide de cils (Rayonnés fixés) ; 2° vase riche en débris organiques, directement ingéré (divers Échinodermes), ou bien 3° êtres fixés formant des proies incapables de se défendre (Oursins, Astéries). Par suite leur taille est forcément limitée et leur importance comme masse est toujours faible, pour les individus isolés au moins, bien qu'elle puisse devenir considérable lorsque ces individus se réunissent en colonies.

Tous les embranchements des Invertébrés, quels que soient leurs modes de locomotion et de capture de leur proie, sont tous également microphages, c'est-à-dire ne peuvent ingérer qu'une nourriture finement divisée ou tout au moins de quantité minime pour un individu. Ils restent de petite taille, ne jouant un rôle important dans l'économie de la nature que par le nombre de leurs individus. Les quelques exceptions apparentes ne contredisent point cette règle, et les grands Céphalopodes actuels de haute mer, leurs parents de l'époque secondaire ou les Gigantostracés paléozoïques, n'avalaient point des proies volumineuses que l'organisation de leur appareil bucco-œsophagien ne comporte pas. Ils n'étaient du reste que des nains à côté des grands Reptiles secondaires, des grands Cétacés ou des Proboscidiens de nos jours. Les différents Invertébrés empruntent d'ailleurs leur nourriture à tous les groupes indistinctement, et les plus inférieurs peuvent se repaître des formes les plus élevées, soit directement, soit en utilisant les débris que ces dernières laissent après leur mort dans la vase ou dans l'humus. Il est très remarquable aussi que dans la plupart des groupes renfermant plusieurs formes distinctes, l'une d'elles est carnivore et se nourrit des autres espèces du groupe, mais son pouvoir prédateur ne s'étend guère sur les types d'ordre supérieur et il ne s'exerce sur les Vertébrés, par exemple, que sous la forme de parasitisme. A toutes les formes invertébrales de puissance individuelle médiocre, qui mangent pour s'accroître et pour se reproduire, s'oppose l'embranchement des Vertébrés qui pourrait être considéré comme une adaptation à des fonctions locomotrices actives, exigeant naturellement un développement correspondant des organes des sens, et une nourriture plus abondante. Les animaux de ce groupe mangent comme les autres pour s'accroître et se reproduire, mais aussi

pour emmagasiner de l'énergie qu'ils dépensent ensuite dans leurs mouvements de locomotion. Ce sont des animaux puissants, tous macrophages et les quelques exceptions à cette règle (Ammocètes qui ingèrent de la vase, Cyclostomes qui rongent leurs proies et en font une pulpe très fine avant de l'ingérer etc.) ne la détruisent point, car elles sont fournies par des êtres de petite taille et de faible puissance. Tous les autres se nourrissent de proies plus ou moins volumineuses absorbées en grande quantité et s'attaquent soit aux Invertébrés des différents groupes, soit aux végétaux supérieurs, soit encore à d'autres Vertébrés dont ils dévorent la chair.

Sous-embranchements. — De même que c'est l'architecture c'est-à-dire l'ordre de croissance des parties suivant certains axes particuliers qui fait les embranchements, de même aussi dans ces derniers le mode de développement spécial d'ébauches importantes détermine la formation de groupes distincts qui constituent les sous-embranchements. Un exemple très remarquable en est donné chez les Vertébrés qui, suivant le développement des arcs viscéraux et des appareils en relation immédiate avec eux, se divisent en deux sous-embranchements depuis longtemps établis : 1° celui des Anallantoïdiens ou Anamniotes (Poissons et Amphibiens) dépourvus d'allantoïde, d'amnios, et respirant toujours, au moins momentanément, par des branchies ; 2° celui des Allantoïdiens ou Amniotes (Reptiles, Oiseaux, Mammifères), pourvus d'allantoïde, d'amnios et ne respirant jamais par des branchies. Les dénominations anciennes de ces groupes sont tirées d'annexes embryonnaires. Il vaut mieux les emprunter au développement de leurs arcs viscéraux, car celui-ci est la cause de modifications profondes de leur organisation qui ont un retentissement considérable sur toute leur structure. On peut donc appeler les premiers Alaimates (dépourvus de cou), les seconds Laimates ou pourvus d'un cou.

Dans les Alaimates les arcs viscéraux atteignent leur développement maximum et portent des lamelles branchiales qui, lors même qu'elles peuvent disparaître chez l'adulte (Amphibiens), impriment toujours un caractère particulier au système des crosses aortiques, les carotides naissant sur le côté dorsal et non sur le côté ventral de ces crosses. La cavité viscérale s'étend sous le pharynx dans toute la région branchiale, jusque derrière le premier arc viscéral. Le cœur est logé dans la partie antérieure de cette cavité, immédiatement au-dessous des arcs branchiaux. Il n'y a pas de cou, c'est-à-dire de région pleine, acœlomique, s'étendant entre la tête et l'extrémité antérieure de la cavité viscérale reportée plus ou moins loin en arrière des arcs, comme c'est le

cas dans l'autre sous-embranchement. La cavité viscérale n'est divisée qu'en deux chambres, péricardique et pleuro-péritonéale, séparées par un diaphragme non musculaire, situé très en avant, au niveau de la ceinture pectorale. La partie médiane de ce diaphragme (*mésohépatique antérieur*) donne attache au foie qui atteint ainsi cette ceinture contrairement à ce que l'on observe chez les Laimates. L'ombilic, lorsqu'il en existe un (Sélaciens), est très antérieur et très rapproché de la ceinture pectorale. Cette architecture générale est vraiment propre à ce groupe et ne se retrouve que chez lui.

Le groupe des Laimates est caractérisé par la régression des derniers arcs viscéraux qui, pas plus que les premiers du reste, ne portent jamais de lamelles branchiales et par le développement, à leur place, d'une région nouvelle, acœlomique, le cou, qui s'interpose entre le premier arc transformé en mandibule et le bord antérieur de la cavité viscérale repoussé en arrière pour former l'orifice antérieur du thorax. La loge péricardique est ainsi refoulée en arrière dans la partie antérieure de la cavité pleuro-péritonéale qui tend à se subdiviser elle-même en cavités pleurale et péritonéale isolées. Le mésohépatique antérieur recule jusqu'en arrière du thorax et le bord cranial du foie est ainsi beaucoup plus postérieur que chez les Alaimates. Cette architecture qui est en rapport avec certains modes spéciaux d'accroissement des parties de l'embryon, et notamment avec la courbure nuchale, caractérise beaucoup mieux les Laimates que tous les autres traits empruntés à leurs divers organes, parce que seule elle est identique chez tous, et seule aussi elle n'est qu'à eux.

2° **Classes.** — Les embranchements et les sous-embranchements sont fondés exclusivement sur le plan général de l'organisme, c'est-à-dire sur les dispositions relatives de ses parties essentielles et sur la nature de celles-ci, sans tenir compte des modifications secondaires qu'elles peuvent subir, ni de la forme extérieure générale dépendant de ces modifications ou du développement des membres.

Les classes sont caractérisées par la façon dont le type de l'embranchement est réalisé dans chacune d'elles, par les voies et moyens employés à cette réalisation ou par les combinaisons de systèmes adoptées. Elles ne prennent pour leur définition que ce qu'il y a de général dans la structure, c'est-à-dire son plan et ses grandes lignes. La forme extérieure ni les détails ne les concernent point. Chez les Vertébrés les particularités anatomiques qui permettent de distinguer les classes s'accompagnent en même temps de propriétés histologiques très spéciales et très apparentes de leurs productions tégumentaires (écailles, plumes, poils)

qui, bien que paraissant de prime abord constituer de simples détails, forment cependant les meilleurs caractères distinctifs des classes.

L'examen des principaux caractères des différentes classes des Vertébrés fera mieux comprendre leur propre valeur. Il y a deux classes chez les Alaimates, celle des Poissons et celle des Amphibiens. Celle des Poissons est caractérisée par le développement parfait de l'appareil branchial comme organe respiratoire ; par l'absence de poumons vrais ; par des membres pairs en forme de nageoires ; par un système musculaire formé de myotomes s'insérant surtout sur les myoseptes et destinés à donner les mouvements de flexion latérale de la colonne, essentiellement chargés de la locomotion ; par un tégument à écailles osseuses dermiques, différentes dans les diverses subdivisions, qu'elles caractérisent.

La classe des Amphibiens se distingue par l'atrophie chez l'adulte des lamelles branchiales et des arcs squelettiques qui les supportaient ; par l'oblitération des fentes branchiales ; par l'utilisation de la corbeille branchiale restante comme paroi du pharynx ; par le développement de poumons vrais ; par l'ouverture des sacs nasaux dans la cavité buccale (voie d'accès de l'air dans la glotte) ; par des membres chiridiens à segments pliés les uns sur les autres ; par une ceinture pectorale large formant seule le squelette du thorax en l'absence des côtes ; par la réduction du rôle des muscles vertébraux à mesure que se développent les membres chiridiens et leur musculature.

Le sous-embranchement des Laimates comprend deux classes principales : celle des Sauropsidés et celle des Mammifères (la classe des Oiseaux, légitimée jusqu'à un certain point par leur fonctionnement élevé et leur spécialisation si particulière, n'est point morphologiquement séparable de celle des Reptiles).

Les Sauropsidés ne possèdent jamais de cavités pleurales entièrement séparées du reste de la cavité viscérale. Le poumon, présentant une organisation très particulière chez les Oiseaux, forme toujours un organe étendu soit par lui-même (partie alvéolée), soit par les diverticules qu'il émet dans la cavité viscérale et qui sont très différents chez les Lézards et chez les Oiseaux. Membres chiridiens adaptés aux fonctions les plus diverses. Ceinture pectorale combinée avec les côtes pour former la charpente viscérale du thorax ; rein sécrétant de l'acide urique et non de l'urée ; conduits urinaires et génitaux débouchant dans un cloaque interne divisé en chambres successives et non superposées, jamais de sinus uro-génital, jamais de cordon génital formant chez la femelle une chambre incubatrice ; globules rouges du sang nucléés ; abondante substance cornée à la superficie des téguments, formant souvent des écailles et soumise à une desquamation périodique plus ou

moins totale. Chez les Oiseaux présence de plumes. Ossification spéciale sans véritables épiphyses comparables à celles des Mammifères. Oviparité.

Les Mammifères se distinguent par leur thorax purement costal, mobile, fermé en arrière par un diaphragme musculaire propre, par des poumons à alvéoles très multipliés, très petits. Ventricules cardiaques toujours bien séparés, pas de crosse aortique droite. Vivipares avec incubation interne du fœtus et allaitement des petits. Division du cloaque interne en une portion uro-génitale qui donnera la chambre incubatrice et une portion rectale bien séparée, orifices uro-génital et anal séparés. Présence de glandes mammaires. Musculature bien développée, ligaments articulaires puissants, os avec épiphyses et cartilages de conjugaison très actifs, globules rouges du sang sans noyau, poils.

Comme les embranchements, les classes sont fondées sur des combinaisons morphologiques particulières faites dans le type de l'embranchement à l'aide de modifications apportées au développement de telle ou telle partie ou à la constitution histologique. Mais, comme eux, elles ne comportent entre elles ni gradation continue ni transitions morphologiques. Sans doute le taux de la nutrition, la puissance musculaire et intellectuelle s'accroissent régulièrement en allant des Poissons aux Mammifères, mais cela n'implique point du tout un perfectionnement morphologique continu et régulièrement progressif.

De même chaque classe est bien isolée des autres. Les Monotrêmes ne sont pas moins Mammifères que les plus hauts Euthériens si l'on considère leur histologie et leur anatomie tout entière. Ce sont des Mammifères vrais par leurs poils, leurs hématies sans noyaux, leurs épiphyses osseuses, leur sinus urogénital, leur diaphragme musculaire, leur thorax purement costal, etc., etc. On a vu ce qu'il fallait penser des caractères reptiliens de leur épaule, et quant à leur oviparité, c'est un caractère physiologique qui ne peut balancer l'importance des autres.

Les classes ne sont pas non plus des types adaptatifs parce qu'elles diffèrent les unes des autres par une multitude de caractères à la fois, dont aucun ne peut résulter d'une simple adaptation. La perte de leur noyau par les hématies des Mammifères est évidemment une adaptation ou une spécialisation plus parfaite des éléments chargés de porter l'hémoglobine, mais elle est liée à tant d'autres dispositions anatomiques qu'on ne peut voir comment elle se serait développée sans toutes celles-ci. Et toutes ces dispositions liées entre elles ne sont pas non plus des adaptations particulières. Peut-on dire qu'un Mammifère a pris des poils pour conserver sa chaleur ? Mais les Oiseaux ont fait la même chose avec des plumes. Chaque classe est un type général fait du concours d'un certain nombre de dispositions morphologiques, et ce type, loin de

résulter d'une adaptation, est lui-même la source d'adaptations nombreuses, comme le montrent les diverses formes que chaque classe peut offrir. C'est pourquoi la classe n'a point une forme particulière. Ses organes sont rangés suivant un ordre et des axes particuliers, mais cela ne se traduit pas par une forme extérieure propre, qui apparaîtra plus tard à l'intérieur des ordres et qui caractérisera alors, au moins d'une manière générale, les subdivisions de ces derniers.

3° **Ordres.** — Les Ordres étaient fondés pour L. Agassiz sur le degré variable de perfection que peuvent atteindre les organismes appartenant à une même classe. Ainsi dans la classe des Mammifères les Ongulés sont au-dessous des Carnivores et ceux-ci au-dessous des Primates. Cette gradation résulte de dispositions anatomiques spéciales des membres, de la tête et de la dentition qui se combinent entre elles de manières différentes dans chacun de ces groupes et leur donnent une supériorité plus ou moins grande. Mais cette définition est insuffisante pour donner une idée de ce que représente un ordre, et il vaut mieux examiner dans un cas particulier, dans la classe des Mammifères par exemple, comment et sur quoi les ordres ont été fondés.

Prenons, en la rejeunissant un peu par les notions contemporaines, l'ancienne classification de Cuvier qui donne un tableau suffisant des principales formes. Elle divise d'abord la classe en deux groupes : les Onguiculés et les Ongulés. Les premiers ont le plus souvent cinq doigts, libres dans la majeure partie de leur étendue et terminés par des griffes ou par des ongles. La liberté de leurs doigts non enfermés dans une gaine cornée enveloppant totalement leur extrémité est une des conditions de la supériorité qu'ils montrent sur les Ongulés et de la multiplicité des adaptations qu'ils peuvent réaliser. On les divise en plusieurs ordres qui sont : 1° les Insectivores, principalement terrestres (Hérisson, Musaraigne, Macroscélides), avec des espèces fouisseuses (Taupes), arboricoles (Tupajas), à parachute (Galéopithèque) et volantes (Chiroptères), ces dernières formant un ordre au même titre que les Insectivores eux-mêmes. A ce groupe peuvent se rattacher, pour la commodité de l'exposition, les Marsupiaux qui, venus d'Insectivores primitifs, isolés dans une terre sans liaison avec le reste des continents, ont donné des rameaux adaptatifs, multiples, herbivores, insectivores et carnivores formant une série parallèle à celle des Mammifères ordinaires ; 2° les Primates, pentadactyles arboricoles à peu près exclusivement frugivores ; 3° les Carnassiers au sens le plus large du mot, dont le régime est fait surtout de chair empruntée presque exclusivement (sauf Cétacés mysticètes) aux Vertébrés, et qui donnent les ordres des

Créodontes, des Fissipèdes, des Pinnipèdes et des Cétacés ; 4° les Rongeurs qui s'attaquent presque exclusivement à des matières végétales, mais ne peuvent les ingérer que réduites par leurs dents en une pulpe fine. Peut-être pourrait-on rattacher à ce groupe les Multituberculés et les Tillodontes fossiles ? 5° les Édentés, groupe multiple, composé de formes peut-être non parentes, dont le régime, très variable, s'allie à une imperfection caractéristique des dents ou même à leur manque total. Les uns (Gravigrades fossiles et Paresseux actuels) se nourrissent de feuilles comme les grands herbivores, mais vivent dans des conditions bien différentes et forment des types nettement séparés. D'autres, comme les Tatous, se nourrissent de racines, de vers ou de débris d'animaux morts ; ils sont obligés de fouir pour se procurer leur nourriture. Un dernier groupe enfin est celui des Fourmiliers, également fouisseurs, représentés dans le Nouveau et dans l'Ancien Monde par des formes spéciales rangées dans des ordres distincts. Peut-être faut-il joindre à ce groupe celui des Monotrèmes qui s'en rapproche tant par son genre de vie, par son régime, et qui n'est sans doute pas aussi éloigné des Édentés qu'on l'imagine ?

Le groupe des Ongulés est caractérisé par des doigts tendant de très bonne heure à se réduire en nombre, le plus souvent réunis entre eux par la peau sur une grande longueur et dont l'extrémité est totalement enfermée dans une gaine cornée. Il comprend exclusivement des herbivores se nourrissant surtout des parties tendres des plantes. Il donne naissance à des ordres divers dont on ne voit pas aussi nettement que pour les Onguiculés la nature adaptative à genre de vie particulier. Les principaux ordres des Ongulés sont ceux des Condylarthrés, des Amblypodes, des Hyracoïdes, des Proboscidiens, des Périssodactyles, des Artiodactyles et enfin celui des Siréniens adaptés à la vie aquatique aussi et même plus complètement que le sont les Phoques parmi les Carnivores, moins complètement toutefois que les Cétacés.

Osborn (1910) pense que les divers ordres des Mammifères ont pris naissance à la suite de l'adaptation à quatre genres de vie principaux : vie cursoriale, aérienne, souterraine, aquatique. Il appelle *radiation adaptative* le développement et la multiplication des formes résultant de cette adaptation. De formes primitives représentées probablement par de petits insectivores ou omnivores terrestres à mouvements lents, à pieds plantigrades pentadactyles munis de griffes, sont sorties, pour lui, des formes ongulées marcheuses aboutissant au type coureur parfait avec le Cheval, des formes arboricoles (Galéopithèques), puis volantes (Chiroptères) ; des êtres fouisseurs (Taupes, Édentés), enfin des animaux aquatiques comme les Cétacés et les Siréniens. Il explique ces adapta-

tions bien plus par la manière de rechercher et de se procurer la nourriture que par le régime lui-même. Ainsi un herbivore peut-être aquatique comme un Lamantin, arboricole comme un Paresseux, coureur comme un Cheval. C'est pour quoi il n'y a pas de corrélation absolue entre les membres et les dents et qu'il est impossible, contrairement à ce que croyait Cuvier, de prédire la forme des uns d'après celle des autres. Lorsqu'un genre de vie a donné naissance à un ordre certaines espèces de celui-ci peuvent changer de régime sans se modifier cependant d'une manière importante : ainsi le Rat musqué attaque les Poissons pour les dévorer, mais il est le seul qui se comporte ainsi parmi les Rongeurs dont il garde les caractères.

La théorie de la radiation adaptative est très séduisante, mais il y a entre les Artiodactyles, les Périssodactyles et les Proboscidiens des différences bien trop considérables pour qu'on puisse les attribuer seulement à leurs genres de vie qui se ressemblent en somme assez. Il faut donc ajouter quelque chose, c'est le terrain sur lequel s'est développée l'adaptation.

D'ailleurs on a vu à diverses reprises dans la première partie la difficulté qu'il y aurait à passer graduellement d'un type généralisé à des ordres nettement spécialisés tels que les Cétacés, les Siréniens ou les Chiroptères. Il faut en effet pour former ces ordres un ensemble trop complexe de dispositions corrélatives pour que l'on puisse imaginer qu'elles se sont faites graduellement. Les Cétacés par exemple sont rattachés légitimement par divers caractères morphologiques au grand groupe des Carnassiers primitifs (Créodontes), mais le passage d'un Créodonte aux Cétacés peut à peine être imaginé. Les Phoques sont des carnassiers déjà assez bien adaptés à la vie aquatique, mais toute leur topographie montre que les Cétacés ne peuvent aucunement provenir d'eux. La tête, le cou, la courte queue, le développement toujours bien marqué des membres postérieurs, éloignent tout à fait les Pinnipèdes de la forme cétacée. Et les premiers Cétacés connus, s'ils ont encore des caractères se rapprochant de ceux des Vertébrés ordinaires, comme la position des orifices nasaux externes vers l'extrémité du museau et non au sommet de la tête, le membre antérieur cubité, les dents biradiculées et à couronne compliquée, ont déjà toute la topographie squelettique des Cétacés : tête allongée, cou très court, thorax volumineux, lombes et queue bien développés, pas d'articulation sacro-iliaque. Leur forme extérieure est déjà nettement orientée dans le sens cétacé, et cette forme traduisant un ensemble de caractères profonds, qui concordent à assurer le développement de la vie aquatique à laquelle ces animaux et leurs descendants sont désormais astreints, l'emporte singulièrement sur

la ressemblance plus ou moins parfaite que l'on pourrait trouver entre quelques-uns de leurs os et ceux des Créodontes vrais.

Mais si les ordres ne paraissent pas pouvoir prendre naissance par des adaptations graduelles et progressives, de formes généralisées et sans destination spéciale, à des fonctions mieux définies, ils se montrent comme la réalisation précoce et rapide des diverses formes générales qui, tout en gardant l'organisation fondamentale d'une classe déterminée, peuvent remplir les principales attributions dévolues d'habitude aux divers représentants d'une faune. Ainsi la classe des Mammifères donne de très bonne heure des espèces aériennes, aquatiques, terrestres, etc., qui forment les grands ordres signalés plus haut. Ces réalisations exigent naturellement des formes un peu spéciales pour chaque cas, non seulement pour les cas extrêmes comme les Cétacés ou les Chiroptères chez qui l'équilibration dans le milieu où ils sont suspendus est capitale, mais encore pour les cas où cette complication n'intervient pas et où le support à la surface du sol n'a pas les mêmes exigences. Mais alors les membres se modèlent suivant d'autres conditions, celles d'une locomotion plus ou moins rapide ou celle des préhensions diverses. Et par conséquent il y a toujours dans la forme générale quelques traits particuliers tenant à la forme des extrémités, à celle de la tête conditionnée elle-même en grande partie par la denture, etc., etc., qui jouent un rôle important dans la caractérisation des ordres.

A la définition des ordres donnée par Agassiz il faut donc ajouter deux caractères : 1° une forme générale assez strictement déterminée, bien que susceptible de nombreuses modalités secondaires, et qui se distingue de celle des autres ordres d'une manière le plus souvent très nette. Cette forme dépend surtout des proportions des différentes parties de l'orientation et de la nature des membres. C'est une marque personnelle qui, dans le grand type de la classe, permet déjà de distinguer les principales potentialités de celle-ci. Elle peut ne pas suffire parfois comme le montrent les ressemblances bien connues entre Insectivores et Rongeurs, mais c'est là une exception et dans la règle la forme d'un ordre fournit un élément important à sa diagnose ; 2° des caractères profonds d'organisation portant surtout sur les propriétés des tissus, et par suite beaucoup moins apparents que ceux indiqués jusqu'ici, mais cependant très nets. Ainsi chez les Mammifères la constitution de la peau et surtout de la fourrure caractérisent assez bien les divers ordres. Ces derniers traits se rattachent évidemment à la nature chimique et aux propriétés de leur sérum sanguin qui précipite d'une manière plus ou moins marquée celui des autres ordres. Tout cela, joint aux caractères particuliers du squelette des extrémités et de la denture,

donne un ensemble imposant de marques distinctives qui permet le plus souvent de bien séparer les ordres les uns des autres.

Sous-ordres. — Au fur et à mesure que les études zoologiques se sont étendues, on a beaucoup subdivisé les ordres des anciens auteurs. Les neuf ordres reconnus dans les Mammifères par Cuvier (1817) ont fait place à vingt-quatre pour Max Weber (1904). Cette augmentation a été obtenue soit en élevant à la dignité d'ordres distincts des formes un peu spéciales, représentées par une seule ou par un petit nombre d'espèces, comme par exemple le Galéopithèque parmi les Insectivores ou l'Oryctérope parmi les Édentés, soit en dédoublant, d'après les adaptations particulières de leurs représentants, les grands ordres des anciens, comme il est arrivé pour l'ordre des Carnassiers de Cuvier qui correspond à quatre ordres actuels : les Chiroptères, les Insectivores, les Fissipèdes et les Pinnipèdes.

Cette tendance à dédoubler les anciens groupes est très intéressante. Elle montre la nécessité qui s'impose de reconnaître des types bien séparés parmi des ensembles que l'on avait cru homogènes. Elle fait ressortir la discontinuité de ce que l'on a trop longtemps considéré comme continu.

Parmi les difficultés qui se présentent pour déterminer et limiter les ordres, il en est une dont il n'a pas encore été parlé jusqu'ici et qui est d'une importance capitale. Dans les groupes très riches en espèces et d'une structure cependant assez uniforme, l'adaptation à un même genre de vie produit des formes convergentes qui ont conduit à rapprocher dans un même groupement (ordre ou sous-ordre) des espèces sans rapport immédiat de parenté et même différant profondément par leur constitution intime. Tel est le cas de l'ordre des Ratités formé d'espèces appartenant à divers ordres d'Oiseaux, mais qui se ressemblent toutes par l'atrophie plus ou moins prononcée de leurs ailes. Cet exemple montre le caractère artificiel que peut avoir une catégorie systématique en apparence bien fondée. C'est la première fois que nous rencontrons dans la série des classifications une subdivision prêtant à une aussi grave critique. Ce ne sera pas la dernière et dans les catégories suivantes on trouvera souvent des groupements aussi peu naturels. Cela ne diminue en rien la valeur de la systématique, et les seules conclusions à en tirer sont : d'abord la nécessité de bien choisir les critériums qui servent à établir les groupes, et ensuite celle de ne pas attribuer une rigueur trop pédantesque aux dénominations employées pour les groupes moyens de la systématique dont la détermination prête à quelque flottement parce qu'ils sont éloignés à la fois des premiers, si bien caractérisés par

l'organisation générale, et des derniers nettement déterminés par la forme. Cuvier lui-même nous en donne l'exemple, qui, dans son texte du « Règne animal », emploie souvent les mots ordre ou famille pour désigner un seul et même groupe.

4° **Familles.** — Pour L. Agassiz les familles sont caractérisées par une forme extérieure, une allure ou un port communs, associés bien entendu avec une structure essentiellement la même pour tous les membres de la famille et ne différant que dans les détails qui permettent de distinguer parmi eux des genres et des espèces.

Si l'on considère les ordres comme formés par l'ensemble des espèces d'une même classe adaptées à un même genre de vie, dans un sens large bien entendu, les familles répondent aux modalités secondaires que ce genre de vie peut présenter. Dans les Carnivores par exemple certains sont plus spécialement coureurs (Chiens), d'autres arboricoles (Ours), d'autres plus adaptés à la capture de proies vigoureuses (Chats). Ces diverses fonctions exigent des modifications corrélatives des membres, de la tête, des dents, etc., qui, unies à la forme extérieure spéciale nécessaire dans chaque cas, formeront les caractères des familles correspondantes.

Il n'est pas toujours possible d'attribuer la formation des familles à des adaptations aussi évidentes. Souvent on est contraint pour les former d'employer des caractères dont on ne saisit ni le rôle ni la genèse, mais que l'on retrouve dans un certain nombre d'espèces. Les multiples combinaisons de caractères qui servent à distinguer beaucoup de familles parmi les Téléostéens ou parmi les Oiseaux, rentrent dans ce cas. Ceci s'explique d'aileurs par le fait bien connu (p. 609) que, dans la richesse inouïe des formes naturelles, bien des dispositions structurales peuvent n'avoir aucune utilité et qu'il suffit pour qu'elles puissent exister qu'elles ne soient pas nuisibles.

Des familles ainsi formées peuvent évidemment être artificielles. Mais cette possibilité n'est pas exclue pour les familles adaptatives, l'exemple des Ratités le prouve. Il faut donc bien savoir qu'une famille bien fondée en apparence n'est pas forcément un groupe naturel issu d'un ancêtre unique dont les descendants se seraient diversifiés. Il faut, avant d'affirmer cette généalogie, s'assurer par tous les renseignements zoologiques, géographiques et paléontologiques, qu'elle est véritable. Dans beaucoup de cas, pour des animaux récents, cette exigence est satisfaite et l'on peut considérer leurs familles comme de véritables groupes naturels.

5° **Genres.** — Les genres sont des groupes d'espèces très étroitement

alliées et présentant toutes, en dehors de leurs traits propres, certains détails communs de quelques parties, comme par exemple la présence ou l'absence de certaines dents, la même nature des griffes, etc. Comme les individus d'une même famille, ceux d'un même genre ont la même allure et la même forme. Celle-ci est plus précise encore que dans la famille, c'est-à-dire comporte moins de variations et se rapporte davantage à un type unique.

Le genre était pour LINNÉ une catégorie assez compréhensive répondant à peu près à nos familles actuelles, quelquefois même à un groude encore plus large comme c'était le cas pour son genre *Vespertilio* renfermant tous les Chiroptères. Les successeurs immédiats de LINNÉ ont déjà beaucoup subdivisé ses genres et cette tendance s'est accentuée encore après eux au point qu'aujourd'hui beaucoup d'espèces des naturalistes de la fin du XIX[e] siècle sont devenues des types de nouveaux genres. La valeur de ces subdivisions des genres se comprendra mieux après l'étude des espèces.

6° **Espèces.** — L'espèce est formée, pour L. AGASSIZ, par les individus qui, dans un même genre, se distinguent les uns des autres : 1° par certains détails constants de la forme résultant de proportions diverses des parties ; 2° par la possession ou le manque de parties peu importantes ; 3° par leur stature ; 4° par leur couleur ou leur ornementation. A ces caractères fondamentaux peuvent s'en ajouter d'autres tirés : 1° de l'époque géologique à laquelle appartient l'espèce ; 2° de sa distribution géographique ; 3° de son habitat spécial (eau douce ou salée, rivage ou mer profonde, plaine ou montagne) ; 4° de son alimentation, spéciale ou non, etc., etc. Par conséquent l'espèce est une catégorie dépendant d'une série de conditions, par suite difficile à bien délimiter dans certains cas et pouvant donner lieu à des discussions. Néanmoins elle occupe dans la systématique un rang spécial, parce que l'identité de type présenté par les animaux qui en font partie résulte de leur origine commune par la voie de génération, comme le montre la simple observation. L'idée d'espèce est donc donnée par la nature elle-même en dehors de toute considération spéculative. Il importe de l'examiner plus en détail à cause de l'importance qu'elle a pris dans la discussion des théories transformistes.

De tout temps, remarque GODRON (1859), les Hommes ont vu se renouveler les végétaux et les animaux. Des générations succèdent aux générations détruites ; les individus périssent, mais les formes persistent et semblent se perpétuer sous nos yeux. C'est à chacune de ces séries ininterrompues d'individus semblables, nés successivement les uns des

autres, que l'on a donné le nom d'espèce. Mais on s'est demandé de très bonne heure si cette succession d'individus se poursuivait toujours avec les mêmes caractères, ou si des types nouveaux ne naissaient pas des types anciens, si en un mot l'espèce était un type primordial, nécessaire et par suite fixe, ou si, au contraire, elle était variable, et s'il n'y aurait pas dans ce cas des formes intermédiaires tendant à réunir et à confondre les espèces regardées comme distinctes. Les deux opinions ont été soutenues presque dès les débuts des sciences naturelles. Un bref exposé des idées principales émises sur ce sujet est indispensable.

Linné, après s'être demandé dans ses premiers écrits si toutes les espèces d'un même genre n'avaient pas pu former dans le principe une seule espèce, devint plus tard un partisan convaincu de la fixité absolue, dans sa célèbre définition devenue classique « species tot sunt, quot diversas formas ab initio produxit infinitum Ens. » Pour lui les variétés ne sont qu'un produit de l'art, et il engage ses disciples à s'en désintéresser. Il combat avec vigueur la tendance d'élever les variétés au rang d'espèces et les espèces au rang des genres.

Buffon, d'abord partisan de la fixité absolue de l'espèce (1749), devint partisan de la variabilité extrême (1761), lorsqu'il admettait que des animaux d'une même origine peuvent être d'espèce différente, et que la nature est dans un mouvement de flux continuel. Il revint ensuite (1765) à la variabilité limitée, dans sa dernière définition ainsi conçue : « L'empreinte de chaque espèce est un type dont les principaux traits sont gravés en caractères ineffaçables et permanents à jamais, mais toutes les touches accessoires varient » (1).

Cuvier regardait les espèces comme des formes qui se sont perpétuées depuis l'origine des choses sans dépasser jamais les limites assez étroites des variétés. Celles-ci résultent pour lui de ce que les circonstances du développement des êtres sont plus ou moins favorables et influent sur tout le corps, ou seulement sur certains organes. Mais ces variations ne sont pour Cuvier jamais très considérables et en tout cas jamais assez étendues pour produire les différences qui distinguent aujourd'hui les espèces et à plus forte raison lee groupes. Lorsque les variétés sont transmissibles par génération aux descendants, elles déterminent la fomation des races.

Lamarck dans sa *Philosophie zoologique* (1809) soutint l'opinion de la variabilité des espèces poussée jusqu'à la formation de types différents. Pour lui lorsque des individus d'une espèce changent de situation, de climat, de manière d'être ou d'habitudes, ils en reçoivent des influences

(1) Ce résumé des idées de Buffon sur l'espèce est tiré de l'étude approfondie qu'a faite de celles-ci Is. Geoffroy St Hilaire (T. II, 2e partie, p. 385-396).

qui modifient peu à peu leur forme, leurs facultés, leur organisation même. La continuelle différence des situations des individus qui se reproduisent dans les mêmes circonstances amène en eux des différences qui deviennent essentielles à leur être, de manière qu'à la suite de beaucoup de générations ces individus se trouvent transformés en une espèce nouvelle. La nature, par des générations directes (spontanées), a donné naissance aux premières ébauches de l'organisation, aux êtres simples que l'on observe au commencement de l'échelle organique. Puis, en opérant peu à peu, à la suite de beaucoup de temps, de changements croissants, et en conservant par la reproduction les modifications acquises, elle en fait dériver tous les êtres que nous voyons aujourd'hui. Tout le transformisme tient dans ces quelques lignes résumant la pensée de Lamarck.

Darwin n'y a ajouté, comme facteurs des transformations, que la lutte pour l'existence et la sélection naturelle qui en découle. Comme Lamarck il ne fait naturellement aucune distinction entre espèces, races et variétés, ces dernières n'étant pour lui que des espèces commençantes. Pour l'école transformiste par conséquent l'espèce est une pure abstraction, il n'y a que des individus variant et ces variations sont pour ainsi dire sans limites puisqu'elles aboutissent à donner les types si différents que l'on connaît.

Cette opinion est partagée à l'heure actuelle par un grand nombre de naturalistes. Il faut ajouter que l'augmentation considérable du nombre des exemplaires rapportés par les explorateurs, leur étude minutieuse et la multiplication des détails considérés comme des caractères ont conduit à subdiviser presque à l'infini les anciennes espèces. Cette pulvérisation des espèces, comme on l'a appelée, n'est pas toujours justifiée. Bien des particularités élevées au rang de caractères distinctifs ne sont sans doute que des variations du type spécifique pouvant se rencontrer dans des individus issus d'un même couple. Boule (1910, p. 118) rapporte que, se basant sur des débris incomplets (mâchoires, dents, os isolés des membres), on a fait quatorze espèces de Chevaux quaternaires, mais que chez le cheval actuel on constate des variations plus étendues que celles qui séparent ces prétendues espèces. Mais la zoologie de Musées qui ignore souvent tout des mœurs et du genre de vie des individus qu'elle examine, est portée à exagérer ces différences, et le désir d'attacher leur nom à une forme nouvelle pousse aussi beaucoup de naturalistes à séparer des êtres qui appartiennent peut-être à une seule lignée. Ainsi s'est de plus en plus répandue l'idée que l'espèce n'existait pas en réalité, qu'il n'y avait dans le monde que des formes différant à peine les unes des autres et témoignant par leur variété et

par l'apparition, pour ainsi dire continue de caractères nouveaux, de la mutabilité incessante des êtres.

Cependant l'idée contraire a eu aussi ses défenseurs et il y a eu, depuis le moment même où paraissait le livre de DARWIN jusqu'à nos jours, des partisans décidés de la réalité de l'espèce.

Is. GEOFFROY-SAINT-HILAIRE a étudié avec soin la variabilité des espèces dans son grand ouvrage sur l'*Histoire naturelle des règnes organiques* (1854-60). Il admet que les caractères des espèces ne sont ni absolument fixes, ni surtout indéfiniment variables. Ils sont fixes pour chaque espèce tant qu'elle se perpétue au milieu des mêmes circonstances. Ils se modifient si celles-ci viennent à changer. Dans ce cas les caractères nouveaux sont la résultante d'une force modificatrice, l'influence des circonstances ambiantes, et d'une force conservatrice du type, l'hérédité. De là les limites très étroites des variations des animaux sauvages dont le milieu change peu ou pas, et l'extrême variabilité des animaux domestiques qui sont dans des conditions toutes différentes. Chez les animaux domestiques (quarante espèces environ), les races sont très nombreuses et plusieurs offrent même des caractères génériques. En somme l'observation des animaux sauvages montre la variabilité limitée des espèces. Les expériences sur les animaux domestiques et sur ceux d'entre eux devenus sauvages démontrent encore cette variabilité et prouvent que les différences produites peuvent être de valeur générique (T. I, p. 431 et suivantes).

Les observations de l'auteur faites dans un Jardin et dans un Musée zoologiques d'une grande richesse ont une valeur considérable. Elles précisent la grandeur des transformations possibles et montrent que celles-ci ne dépassent jamais les limites des familles. C'est aussi l'opinion à laquelle s'en tenait d'abord BROCA dans la discussion sur le transformisme devant la Société d'Anthropologie de Paris (1868, p. 194-204) et lorsqu'il se rallia complètement au transformisme, ce ne fut pas à la suite de la démonstration de transformations plus considérables que celles qu'il admettait auparavant, démonstration qui n'a d'ailleurs jamais été donnée, mais pour des considérations purement philosophiques corroborées sans doute, d'ailleurs, par les écrits d'HAECKEL.

D'un autre côté l'étude minutieuse des variations, poursuivie par de nombreux naturalistes contemporains, a montré qu'elles ne sont point indéfinies, désordonnées, fugaces, mais au contraire qu'elles sont bien systématisées et pour ainsi dire permanentes. Les espèces linéennes sont formées d'un plus ou moins grand nombre d'espèces élémentaires bien définies, véritables unités systématiques naturelles. Le mélange de ces espèces élémentaires existant côte à côte, mais en réalité indépen-

dantes les unes des autres, donne à la fois l'impression d'uniformité qui a fait créer l'espèce linnéenne et de variabilité qui a fait croire à ses modifications constantes.

Le Mendélisme a montré que les individus ne se rangent au point de vue génétique qu'en deux catégories : homozygotes ou purs, provenant d'un zygote produit par des gamètes ayant les mêmes porte-caractères ou gènes, c'est-à-dire appartenant à la même espèce élémentaire, et hétérozygotes, ou non purs, provenant de l'union des gamètes de deux espèces élémentaires distinctes. La postérité des premiers est homogène et forme les espèces élémentaires dont tous les individus ont la même composition héréditaire ou génoptypique. Celle des seconds est polymorphe à cause des dissociations des caractères observés dans le croisement et du regroupement nouveau des gènes.

Les individus homozygotes peuvent-ils varier éventuellement ou bien sont-ils immuables et leur postérité aussi ? Jordan pense que les espèces élémentaires sont immuables. De Vries s'appuyant sur le cas d'*Œnothera Lamarckiana* pense qu'elles peuvent varier d'une manière brusque, mais Lotsy regardant le cas d'*Œnothera* comme celui d'un héterozygote, arrive à la conclusion que les espèces sont constantes et que la variabilité n'existe sous aucune forme. L'espèce élémentaire est pour Lotsy une combinaison indéfiniment constatée tant que ses gamètes ne se rencontrent pas avec celles d'une autre espèce élémentaire. Dans ce cas l'hybride est très polymorphe à cause du groupement nouveau des gènes et il peut se faire de nouvelles combinaisons, dont quelques-unes sont hétérozygotes, les autres homozygotes qui constituent de nouvelles espèces élémentaires. Seul donc le croisement donne naissance à des formes nouvelles.

D'un autre côté à la suite d'études approfondies sur diverses espèces ou races de Harengs, Heincke (cité d'après Raffaele, 1907) a formulé des vues très intéressantes sur la nature des groupes inférieurs de la systématique. Il pense que les groupes tels que espèces, genres, familles, sont tous aussi réels que les individus et que cette subdivision du monde organique en individus et en groupes d'individus d'ordre supérieur doit être une nécessité organique, une condition de la vie elle-même. Il est faux de croire que deux espèces très voisines devraient toujours se distinguer par un ou plusieurs caractères constants légèrement différents dans les deux, parce que chaque caractère particulier oscille autour d'une certaine moyenne, de telle sorte que le même nombre de parties, par exemple de rayons d'une nageoire, d'écailles, etc., pourrait très bien se rencontrer dans deux espèces distinctes. Pour Heincke les différences individuelles ne sont pas des commencements de transformations, mais

des états aussi nécessaires que l'existence de l'individu lui-même. L'absolue égalité des individus est impossible, leurs différences résultant des déviations accidentelles multiples du type idéal. *La variabilité est un état, non un processus se continuant jusqu'à produire la divergence complète des formes.*

Bateson (1913) critique aussi la conception transformiste de l'espèce. Il est facile, dit-il, « d'imaginer comment l'Homme a évolué à partir de l'Amibe, mais nous ne pouvons pas former une conjecture plausible, quant à la façon dont *Veronica agrestis* et *Veronica polita* ont évolué soit l'une de l'autre, soit toutes deux d'une forme commune. » Darwin et ses successeurs pensaient que la diversité spécifique n'a pas d'autre cause que l'adaptation et que les espèces sont des groupes transitoires dont les délimitations sont déterminées par les exigences du milieu, Bateson montre au contraire que chaque bonne espèce a une individualité très distincte qui lui est propre et se manifeste souvent dans chacun des détails de sa structure et de ses habitudes. Pour lui la proposition que les animaux et les plantes dans leur ensemble peuvent être divisés en espèces définies et reconnaissables, est une approximation de la vérité, tandis que la proposition contraire serait une absurdité.

Au milieu de l'enthousiasme qu'ont suscité les idées évolutionnistes, dit-il, on avait à peu près oublié la spécificité des êtres vivants. L'exactitude avec laquelle les membres d'une espèce se conforment si souvent aux caractères spécifiques diagnostiques, a été négligée ; et en appuyant avec une force constante sur le fait de la variabilité, le monde scientifique a fini par se persuader volontiers à lui-même que les espèces n'étaient, après tout, qu'une simple invention de l'esprit humain. Sans avoir la présomption d'annoncer ce que des recherches futures peuvent seules révéler, je n'en pense pas moins, ajoute-t-il, que lorsqne la variation aura été sérieusement examinée et lorsque les différents genres de variabilité auront été distingués avec succès, selon la nature respective de chacun, le résultat obtenu ne pourra que contribuer à rendre de plus en plus apparent le caractère naturellement défini de l'espèce.

Il y a donc une tendance très nette à admettre de nouveau l'existence de formes bien distinctes les unes des autres, et susceptibles d'une très longue durée. Elles répondent aux espèces prises dans un sens large, c'est-à-dire à des « formes organiques primordiales », comme le disait Morton, ou bien aux « unités qui toutes ensemble composent et représentent la nature vivante » (Buffon). Il est généralement aisé de les retrouver sous la multiplicité des variétés qu'elles peuvent offrir, car elles ne se confondent point les unes avec les autres, surtout si, pour les

définir, on ne se contente point des seuls caractères de conformation pris sans discernement, mais si l'on fait appel à toutes leurs propriétés, à leur comportement et à leur histoire telle qu'elle peut être établie aujourd'hui par l'observation attentive de leur genre de vie et de leurs mœurs aussi bien que par la paléontologie. Ce sont les grandes espèces, groupes bien supérieurs aux espèces couramment admises et qui se confondent parfois, lorsque leurs formes secondaires sont nombreuses et diverses avec des catégories systématiques d'ordre plus élevé tels que les genres ou même les familles.

Un exemple très frappant de ce qu'est l'espèce ainsi comprise, et très apte en même temps à faire saisir la valeur des groupes inférieurs de la systématique, est donné par l'espèce humaine. Il importe de l'examiner à part.

7o. — La place de l'Homme dans les classifications.

La classification des races humaines a donné lieu à des discussinos sans fin. Cuvier distinguait parmi les Hommes quatre à cinq races ou variétés ; Isid. Geoffroy-Saint-Hilaire quatre types primordiaux et douze races ; De Quatrefages cinq troncs et dix-huit branches munies chacune de plusieurs rameaux ; Deniker vingt-neuf races ou sous-races. Bory Saint-Vincent admettait quinze espèces d'Hommes ; Haeckel, quatre tribus, douze espèces, trente-quatre races ; Sergi compte trois genres, onze espèces, quarante et une variétés ; Sera (1918) divise les Primates en six groupes, chacun avec des formes simiennes et une forme humaine ; il y aurait donc six types humains bien distincts.

Toutes ces divergences n'empêchent pas nombre d'anthropologistes actuels d'être monogénistes, c'est-à-dire partisans d'une seule espèce humaine, parce que la discordance des auteurs, l'impossibilité de fixer des limites définies à leurs groupes ou à leurs espèces, montrent qu'il s'agit évidemment d'une seule espèce (Giuffrida-Ruggeri, 1910).

La place de cette espèce dans la systématique a été aussi très discutée. L'Homme a reçu dans l'échelle des classifications toutes les valeurs imaginables : règne, embranchement, classe, ordre, sous-ordre, tribu, famille, genre et enfin espèce. Blumenbach en fit un ordre distinct, celui des Bimanes, ou plutôt, par un singulier très expressif, l'ordre Bimane, (Ordo I, Bimanus) et en donna tout d'abord la diagnose suivante : *animal rationale*, *loquens*, *erectum*, *bimanum*. Plus tard les deux premiers caractères, d'ordre psychique, ont été laissés de côté et les deux derniers seuls ont persisté.

Cuvier accepta la classification de Blumenbach et maintint l'ordre

des Bimanes, opposé en quelque sorte à celui des Quadrumanes. Isid. Geoffroy-Saint-Hilaire lui reprocha plus tard d'avoir mis l'Homme à la fois trop près et trop loin des premiers Mammifères. Trop près si l'on regarde ses facultés, trop loin si l'on regarde ses affinités organiques.

La discussion de ces dernières, telle qu'elle est faite par Is. Geoffroy, est fort intéressante et mérite d'être rapportée. Des trois caractères principaux : situs erectus, manus duæ, pedes bini, qui ont toujours été invoqués en faveur de l'isolement de l'Homme, aucun, d'après lui, ne lui est absolument exclusif. Le situs erectus se trouve en effet, non chez les Anthropomorphes dont l'attitude naturelle habituelle est oblique, mais chez les Pingouins et chez les Gerboises (1). Pour les mains, Is. Geoffroy, regardant comme main tout membre à pouce opposable, fait remarquer que leur possession est commune à plusieurs familles de Mammifères, mais qu'elles siègent tantôt aux membres postérieurs seuls, tantôt aux quatre membres, les mieux conformées appartenant aux membres postérieurs. L'Homme seul présente un système inverse, ayant les mains les plus parfaites en avant. Le caractère « nudus » (dépourvu de poils) n'est pas exclusif non plus (Chiens turcs, Cétacés), mais la distribution des poils est très spéciale. L'Homme est partiellement nu, partiellement velu et d'une manière inverse de celle des animaux, les poils étant plus nombreux sur le ventre que sur le dos. La barbe et la chevelure de certains Singes indiquent aussi que ces traits ne sont pas propres à l'Homme.

Les caractères tirés du crâne (angle facial, présence d'un menton, position plus ou moins centrale du trou occipital) ne sont que relatifs et non absolus.

Le nez extérieur ou saillant de l'Homme manque aux Anthropomorphes, mais se retrouve chez le Nasique. Les ongles plats s'observent chez le Gorille, mais déjà chez l'Orang et plus encore chez les autres Singes ils sont en gouttière ou même comprimés. L'appendice vermiculaire existe chez le Chimpanzé, l'Orang, les Gibbons.

En somme pour Is. Geoffroy Saint-Hilaire les caractères observés chez l'Homme peuvent se distribuer en trois catégories : les premiers sont distinctifs et absolus et ont en systématique la valeur de caractères familiaux ; les seconds sont distinctifs, mais relatifs et de valeur secondaire ; les troisièmes sont communs à l'Homme et à une partie ou à l'ensemble des Singes. Donc au point de vue systématique, l'Homme peut former une famille, mais pas un groupe supérieur à celle-ci.

Toutefois l'auteur va immédiatement chercher au delà des caractères

(1) Pour la valeur de ces caractères, voir p. 657.

matériels de l'Homme « une expression plus large et plus vraie de sa double nature ». Les traits tirés de la conformation sont bons, pense-t-il, pour les divisions secondaires et inférieures des règnes végétal et animal, mais c'est dans une région plus haute que réside la notion vraie des grandes divisions de la nature. C'est par ses facultés propres et seulement par elles que l'animal diffère essentiellement du végétal, c'est par elles que l'Homme à son tour se sépare du règne animal. La plante vit, l'animal vit et sent, l'Homme vit, sent et pense. Aussi forme-t-il pour lui un règne à part, opinion déjà soutenue par SERRES, adoptée ensuite par de QUATREFAGES. Mais pour éviter l'objection qu'entre l'intelligence de l'Homme et celle des Mammifères supérieurs il y a seulement des différences de degré, ce dernier employa comme caractère psychique propre à l'Homme la religiosité.

A l'époque même où Is. GEOFFROY-SAINT-HILAIRE achevait la publication de son livre parut l'Origine des Espèces de DARWIN. L'application des doctrines de ce dernier ne tarda pas à être faite à l'Homme et TH. HUXLEY fit paraître en 1868 ses conférences retentissantes sur la place de l'Homme dans la Nature. Il rattachait sans hésitation l'Homme à l'ordre des Primates et soutenait qu'il y a moins de différences entre lui et les grands Singes, qu'il n'y en a entre ceux-ci et certains autres Singes.

L'un des principaux arguments de l'auteur était que les Singes ayant un pied véritable, caractérisé par la présence d'un astragale, d'un calcanéum et d'un scaphoïde, l'ordre des Quadrumanes ne pouvait exister. Mais CUVIER connaissait parfaitement le pied des Singes et lorsqu'il l'opposait à celui de l'Homme c'était au point de vue fonctionnel seulement, et c'est cela qu'il fallait discuter. HUXLEY ne le fit pas et préféra représenter dans une même figure la série des squelettes de l'Homme et des Anthropomorphes, tous debout ou presque, et ne différant entre eux que par leur taille, les dimensions de leur crâne ou de leurs bras et une légère inclinaison de la colonne vertébrale. Ce dessin qui dissimule l'opposition existant entre les Anthropomorphes et l'Homme (voy. p. 422 et suiv.), a beaucoup servi à faire pénétrer dans les esprits des incompétents l'idée de continuité parfaite entre ces deux groupes ; c'est un des exemples les plus frappants de la schématisation souvent employée à l'appui des idées transformistes.

Quoi qu'il en soit, à partir de ce moment on fut généralement d'accord pour admettre que l'Homme ne formait zoologiquement qu'une famille des Primates, et dans l'enthousiasme des espérances que faisaient naître ces rapprochements zoologiques pour trancher le problème de l'Homme, on oublia complètement l'autre côté de sa nature.

Mais que sont devenues, depuis, les brillantes promesses entrevues alors ; qu'est-ce que nous ont appris sur l'origine de l'Homme les recherches zoologiques ou paléontologiques effectuées depuis cinquante ans ?

On admet aujourd'hui que les diverses branches du groupe des Primates ont commencé à se différencier au moins dès l'Oligocène, car on a trouvé dans les formations du Fayoum, datant de cette époque, un type, *Propliopithecus*, qui peut passer pour un Anthropomorphe généralisé. Mais dans la série d'Anthropomorphes fossiles connus, on n'a pas trouvé ou pas su distinguer (Boule) celui qui aurait été une forme pré-humaine. Le célèbre *Pithecanthropus* de Java, qui a passé à un moment donné pour être cette forme, paraît devoir être une espèce généralisée de grande taille d'un rameau anthropoïde indépendant. En l'absence d'une forme précise pouvant représenter l'ancêtre probable du groupe humain, on est donc forcé de rechercher simplement, pour le moment, auquel des divers rameaux de l'arbre des Primates il peut être rattaché. L'ordre des Primates peut-être considéré comme formant trois branches maîtresses : 1° celle des Lémuriens qui s'insère le plus bas possible sur le tronc commun de tout l'ordre ; 2° celle des Platyrrhiniens, attachée un peu plus haut et enfin 3° celle des Catarrhiniens qui continue la direction générale du tronc et qui se divise elle-même en deux rameaux : les Cynomorphes et les Anthropomorphes. Certains auteurs rattachent le tronc humain à la branche des Anthropomorphes plus ou moins près de son origine ; d'autres le font implanter plus bas, près de l'origine du rameau des Catarrhiniens ; un troisième groupe le rattache au tronc des Platyrrhiniens ; un quatrième à celui des Lémuriens ; un cinquième enfin le fait s'implanter sur la branche des Catarrhiniens cynomorphes avant la séparation de la branche des Anthropoïdes ou même encore beaucoup plus bas sur le tronc commun des Primates (Boule).

Ces diverses opinions montrent le peu d'accord qui existe à propos de cette question. De plus elles supposent toutes pour l'ordre des Primates un de ces arbres généalogiques parfaitement continus, dont les branches sont soigneusement rattachées au tronc dans un ordre déterminé. Or les données paléontologiques récentes montrent que le développement des formes est représenté par des rameaux phylétiques distincts, parallèles, et dont la réunion à un tronc ou à des branches maîtresses ne s'observe pour ainsi dire jamais. Le rattachement du groupe humain à tel ou tel rameau des Primates est donc purement théorique et n'est pas plus démontré que les liaisons supposées entre tant d'autres groupes. Quant à la date de son apparition, elle n'est pas davantage précisée.

Divers auteurs font remonter l'origine de l'Homme à l'époque ter-

tiaire, et croient avoir trouvé des traces de son industrie dans des silex de cette époque qui leur semblent intentionnellement taillés (*éolithes*). Les éolithes ont fait et font encore l'objet de discussions très vives. Boule, en compagnie d'autres anthropologistes, les considère comme accidentellement cassés ou éclatés ; il admet donc que jusqu'ici rien ne prouve l'existence de l'Homme tertiaire, mais en raison de ses convictions transformistes, il regarde comme un stade déjà très avancé de l'évolution humaine les premières pièces squelettiques observées (Pleistocène inférieur et moyen), et il pense qu' « un être en possession des principaux attributs physiques sinon psychiques des Hominiens a dû exister pendant le Pliocène et même peut-être au Miocène (H. foss., p. 446). » Les silex taillés trouvés depuis en Angleterre à Ipswich, dans le Tertiaire (crag rouge) appuient cette manière de voir, mais ils montrent en même temps que l'Homme de cet âge avait déjà une industrie, qu'il possédait par conséquent ses caractères psychiques propres.

Les premières pièces appartenant incontestablement à des Hommes fossiles sont d'une époque beaucoup moins reculée. La plus ancienne consiste en une mandibule trouvée à Mauer près d'Heidelberg et qui remonte au Pleistocène inférieur. Cette pièce présente un caractère mixte très marqué ; par sa massivité, sa robustesse, l'absence d'un menton, elle rappelle tout à fait une mandibule d'Anthropomorphe, mais ses dents sont au contraire étonnamment humaines. Elle a été rapportée à un ancêtre du groupe humain formant le genre *Palaeoanthropus* (Bonarelli). Boule, acceptant l'opinion de Schoetensack, en fait une simple espèce du genre Homo, *H. Heidelbergensis* (Schoet.).

D'autre part on a trouvé en différentes localités, dans des couches appartenant au Pleistocène moyen, un certain nombre d'os ou même des squelettes presque entiers dont on peut former une espèce à laquelle Boule qui l'a longuement étudiée, propose de donner le nom de *Homo Neanderthalensis*, antérieurement proposé par King.

Entre ces deux types pourraient prendre place les pièces se rapportant au squelette de Pilttdown et qui avaient donné lieu de la part de Sm. Woodward à la création du genre *Eoanthropus* (*E. Dawsoni*). Mais elles sont très énigmatiques parce qu'elles comprennent à côté d'un crâne de belle forme et d'un volume assez considérable, une mandibule qui y a été rapportée, et qui cependant paraît avoir appartenu à un Chimpanzé. Boule en fait encore une espèce du genre *Homo* sous le nom de *H. Dawsoni*.

Un squelette presque complet trouvé à la Chapelle-aux-Saints a fourni à Boule l'objet d'une étude de l'Homme de Neanderthal, exposée dans un splendide mémoire des Annales de paléontologie, bourré de

renseignements anthropologiques et zoologiques du plus haut intérêt. Cette étude est résumée dans un livre récent du même auteur : « Les Hommes fossiles » où sont synthétisées nos connaissances actuelles sur cette question. Il en résulte qu'il existait au Pleistocène moyen une forme du genre *Homo*, réunissant dans son squelette et dans son encéphale (d'après le moule intérieur de la cavité cranienne), la plupart des caractères pithécoïdes épars chez quelques Hommes actuels, et plusieurs traits inférieurs inconnus chez ces derniers, ce qui diminuerait l'isolement de l'Homme par rapport aux Primates (Boule).

Certains traits de l'Homme de la Chapelle-aux-Saints paraissent cependant avoir été plus rapprochés par Boule de ceux des Singes, qu'ils ne le sont en réalité. Tels sont en particulier : 1° les caractères anatomiques du cerveau déduits de quelques empreintes de la face endocranienne, lesquelles d'après Symington (1916) ne sont pas suffisantes pour légitimer les conclusions qui en ont été tirées ; 2° l'attitude incomplètement dressée qu'il lui attribue, alors que l'ilion, développé sur le modèle de celui des Hommes actuels, indique un membre absolument vertical (voy. p. 424), et que la rétroversion du plateau tibial ne peut être invoquée pour plier le membre puisqu'elle existe au même degré chez des Hommes actuels à station parfaitement verticale. Le principal caractère, vraiment particulier à l'Homme de Neanderthal, et qui le différencie bien des races actuelles, c'est la massivité et le caractère bestial de sa face en même temps que ses arcades orbitaires saillantes, en visière ; mais il ne faudrait peut-être pas exagérer l'importance de ces dispositions en présence d'un autre trait qui, allié à la station droite, a une très grande valeur, c'est à savoir la capacité cranienne. Non seulement le crâne de la Chapelle-aux-Saints était plus que le double de celui des Anthropoïdes de taille correspondante, mais sa capacité (1.600 cmc. environ) égalait, d'après les mesures de Boule, celles de bien des crânes actuels et notamment de celui du célèbre paléontologiste américain Cope. Ce fait, joint au développement psychique de la race (l'Homme de la Chapelle-aux-Saints paraît avoir été intentionnellement enseveli), diminue singulièrement le rapprochement avec les Anthropoïdes. Boule le reconnaît lui-même à la fin de son livre. L'Homme de Neanderthal est déjà un Homme, dit-il, page 459, malgré l'infériorité morphologique de son cerveau, et nullement un préhomme... « Et si les naturalistes, abandonnant leurs méthodes générales, donnaient la prééminence aux caractères intellectuels pour classer les êtres, il n'y aurait pas lieu de le séparer spécifiquement des Hommes actuels, tandis qu'on peut le faire par ses caractères physiques. » page 460.

Après *H. Neanderthalensis* on voit apparaître dans le Pleistocène

supérieur diverses races, (de Grimaldi, de Cro-Magnon, de Chancelade), qui appartiennent toutes à l'espèce *H. sapiens*. Elles ne dérivent pas de la précédente et certaines existaient déjà à l'époque des derniers Neanderthaliens. C'est parmi ces populations que se trouvent les auteurs des belles productions artistiques, gravures ou sculptures sur ivoire, peintures, qui témoignent du précoce développement de cette faculté purement humaine. Elles terminent l'histoire paléontologique de l'humanité et font place aux races non fossiles de la période préhistorique ou se continuent en partie dans ces races elles-mêmes.

Ainsi les premiers débris indiscutables des Hommes fossiles que nous possédions indiquent déjà un Homme qu'il n'y aurait pas lieu de séparer spécifiquement des Hommes actuels si l'on tenait compte des caractères intellectuels, et il semble impossible de ne pas le faire. On comprend que Cuvier ait autrefois proscrit tous les caractères ne se rapportant pas à la conformation. C'était nécessaire de son temps ; il avait à débrouiller un chaos immense dans lequel étaient jetées pêle-mêle les données les plus disparates et où les légendes sur les animaux tenaient autant de place que les faits anatomiques les plus importants. Mais les choses ont changé depuis et il est temps de compléter notre connaissance des êtres vivants par celle de toutes leurs propriétés sans exception.

D'ailleurs les caractères psychiques de tous les animaux font partie de leur nature au même titre que leurs caractères physiques et concourent avec eux à les faire ce qu'ils sont. Le naturel du Lièvre et du Lapin les distingue aussi bien, et, pour certains côtés, mieux que leurs caractères zoologiques. Si l'on ne connaissait ces deux espèces que par leur squelette, comme c'est le cas pour tant de fossiles, qui pourrait soupçonner les différences de leurs genres de vie et la légitimité de leur séparation. On est donc en droit d'invoquer, pour le bien caractériser, la nature psychique de l'Homme ; mais pour mettre encore mieux en relief sa place spéciale dans la nature il faut rappeler certains caractères zoologiques absolument propres à l'espèce humaine.

Le groupe humain comprend un certain nombre de types secondaires, assez différents les uns des autres par leurs divers caractères pour avoir fait penser souvent à des espèces ou même à des genres distincts. Mais, contrairement à ce que l'on observe dans les autres groupes, ces diverses formes, si on les unit entre elles, sont généralement fécondes. Ce caractère d'unité joint aux différences profondes des races fait du groupe humain le modèle de ce que l'on a appelé les *espèces collectives*.

En même temps l'espèce humaine est cosmopolite et elle est la seule espèce qui le soit. Une distribution géographique aussi étendue n'appartient qu'à des groupes plus compréhensifs, comme les grands ordres.

Seuls ceux-ci peuvent être représentés dans les différentes parties du globe par certaines de leurs espèces ; jamais une famille, encore moins un genre et une espèce n'occupent une aire aussi considérable (De Quatrefages).

Enfin l'espèce humaine succède aux Mammifères comme ceux-ci ont succédé aux Reptiles qui avaient eux-mêmes remplacé les Amphibiens. Et comme cela s'est produit à chacun de ces renouvellements de la faune terrestre dominante, au cours desquels la classe nouvellement apparue s'est substituée à la précédente dont elle n'a laissé subsister que des représentants faibles ou amoindris, de même l'Homme s'est substitué aux Mammifères dont il ne laisse vivre que ceux qu'il a réduits à son service ou qui ne le gênent pas dans sa conquête du monde.

Par là cette espèce s'égale à une classe en tant que groupe occupant une époque géologique et constituant la forme animale dominante du moment.

L'Homme est donc un type très indépendant et très particulier, appartenant par son organisation à la classe des Mammifères. Il n'est ni un ordre, ni une famille, car si certains de ses caractères anatomiques, comme sa station verticale, permettraient d'en faire un ordre aussi légitime que celui des Chiroptères par exemple, d'autres, comme son développement cérébral et ses caractères psychiques, constatés dès les premiers fossiles connus qui savaient faire du feu et choisir des armes, le séparent tellement du reste des Mammifères que c'est faire œuvre grossièrement pédantesque d'employer pour le classer les règles appliquées à ces derniers.

Mais s'il est vain de ne vouloir pas accorder au groupe humain plus que la valeur d'une famille de Mammifères, comme le font certains auteurs, il faut reconnaître en même temps que son étude approfondie permet de mieux comprendre la nature de l'espèce en général et même celles de groupes d'un ordre immédiatement supérieur à elle, tels que les genres et les familles. Ceux-ci ne sont sans doute que des modalités un peu spéciales de l'espèce. On peut imaginer qu'ils représentent des formes analogues à celles que nous offre l'espèce humaine, mais qui se seraient mieux séparées les unes des autres par suite d'une sorte de ségrégation dans les fonctions de reproduction et d'un pouvoir d'adaptation organique plus développé.

En effet les tentatives d'hybridation faites chez les Mammifères montrent que des animaux encore capables de s'unir en un rapprochement fécond répugnent cependant à le faire, et qu'il faut user de précautions multiples, de véritables ruses pour arriver à les réunir. Il semble donc que ces individus ne s'accoupleraient pas normalement dans

la nature et ils nous montrent ainsi comment une ségrégation reproductrice des espèces commence à se manifester avant même que la séparation physiologique complète, l'infécondité, soit acquise.

Quant à la différence du pouvoir d'adaptation des races animales et des races humaines, elle est indubitable. L'Homme ne présente que des adaptations organiques très faibles. Ses pieds, ses mains et leurs ongles restent toujours les mêmes, ou du moins montrent des modifications infiniment moindres que les organes correspondants chez des espèces voisines. Sa peau ne se couvre jamais de poils dans les climats les plus rudes et l'on pourrait trouver bien d'autres exemples analogues dans ses divers appareils. Cette exception à l'adaptation, si commune ailleurs, tient à ce qu'il réagit contre les excitations extérieures surtout par son intelligence et son industrie qui lui permettent d'utiliser ou de construire des abris, de se fabriquer des vêtements, des armes, etc. On conçoit donc que les transformations des outils ou des armes, si fréquentes dans les espèces animales, soient inutiles chez lui. Dans ces espèces au contraire, elles se produiront aisément et donneront naissance à autant de formes variées et distinctes que leur différence de structure contribuera autant que leur infécondité à séparer plus complètement les unes des autres et à élever au rang de genres, de familles, peut-être même de sous-ordres.

Article II. — Caractères particuliers des groupes.

Sous ce titre seront compris certains faits qui n'ont pas été envisagés jusqu'ici, tels que la sériation des groupes ou des espèces, la détermination et la valeur des caractères, la répétition de certaines formes identiques dans des groupes très différents (orthogenèse, parallélisme), enfin la répartition numérique des espèces dans les groupes.

1° **Sériation des formes animales.** — L'idée que les différents animaux ou les groupes qu'ils forment ne sont point isolés les uns des autres, mais sont au contraire reliés entre eux de diverses manières, est très ancienne et a été développée dès le XVIIIe siècle dans les essais de représentation d'une série animale. Ce n'est point une idée simple et, pour la bien comprendre, il est bon de considérer les séries idéales, les séries réelles ou génétiques et les simples transitions.

Les séries sont des arrangements linéaires d'êtres ou de choses, disposés de telle manière que les différents objets ainsi rangés se suivent régulièrement sans lacunes. Ces liaisons peuvent avoir un caractère

purement idéal et les séries sont subjectives. C'est le cas lorsqu'elles sont établies d'après le degré de développement d'un seul appareil considéré isolément. Elles peuvent au contraire être réelles, lorsqu'elles résultent des rapports de parenté ou de descendance existant entre les diverses formes.

Séries idéales. — Un excellent exemple de séries idéales peut être emprunté à l'œuvre de DUCROTAY DE BLAINVILLE.

Pour cet auteur les types, au lieu de former, comme le pensait CUVIER, des groupes distincts, indépendants, pareils les uns aux autres et de même valeur, sont rangés sérialement d'après le degré d'animalité de leurs représentants qui sont de plus en plus sensibles, de plus en plus animés, de plus en plus intelligents.

Les grands degrés de cette série sont les embranchements. Dans chacun d'eux, si l'on suit la série de haut en bas, les premières espèces d'un type subséquent peuvent être supérieures aux dernières du type précédent et cependant ne pas devoir être placées avant celles-ci, parce que c'est le type entier qu'il faut considérer dans sa moyenne pour déterminer la supériorité ou l'infériorité de l'une par rapport à l'autre.

DE BLAINVILLE divise le règne animal en trois sous-règnes : Zygomorphes ou bilatéraux, Actinomorphes ou rayonnés et Hétéromorphes (Amorphozoaires ou Sphérozoaires).

Ces derniers sont à l'étage le plus bas, viennent ensuite les Actinomorphes. Les bilatéraux sont divisés en trois types dont deux, les Malacozoaires et les Entomozoaires, occupent deux rangs parallèles dans la série, couronnée par le troisième groupe, celui des Ostéozoaires.

Dans ce dernier l'auteur établit la série suivante : Branchifera (Pisces), Nudipellifera (Amphibia), Ichthyosauria, Scutifera (Reptilia), Pterodactylia, Pennifera (Aves), Mammalia.

Les Mammifères se divisent en Ornithodelphes (Monotrèmes), Didelphes (Marsupiaux) et Monodelphes (Placentaires). Ces derniers comprennent les « mal dentés » et les « bien dentés » qui se divisent en Primatès, Secundatès, Ternatès, Quaternatès. Les Primatès (pour écrire leur nom conformément à l'orthographe de DE BLAINVILLE) sont représentés par les Singes de l'Ancien et du Nouveau Continent, puis par les Lémuriens. Ils passent aux Secundatès par le Galéopithèque qui les unit aux Chiroptères. Ceux-ci forment le premier groupe des Secundatès, mais, reliés encore aux Primatès par leurs mamelles pectorales et leur pénis pendant, ils constituent comme un chaînon entre les deux formes. Les Secundatès comprennent, avec les Chiroptères, les Insectivores et les Carnivores. Les Ternatès répondent

aux Rongeurs, les Quaternatès aux Ongulés auxquels se rattachent les Siréniens.

La sériation existe non seulement entre les groupes, mais entre les espèces de chacun d'eux. Dans l'ordre des Carnassiers, par exemple, l'arrangement des espèces va régulièrement des formes les plus palmi- et plantigrades, les plus quinquédigitées, à celles qui le sont moins. En tête se trouvent les Phoques, les plus palmigrades et qui, à cause de leur vie aquatique, peuvent être considérés comme une anomalie (voy. ci-après). Puis viennent les Ours, à queue courte, à cinq doigts subégaux, largement palmi- et plantigrades. A la suite se placent les sous-Ours (*Procyon*) à forme lourde et ramassée, plantigrades à tarse un peu élevé, les Martes à cinq doigts presque égaux, subplantigrades, les Civettes dont les premières sont encore plantigrades, mais qui conduisent au groupe suivant par les Mangoustes, puis par les Genettes qui sont presque des Chats. Ceux-ci sont des carnivores à tarse élevé, jamais nu, à pouce petit et remonté à la main, absent au pied. Les Chiens sont encore plus digitigrades, plus quadrupèdes, à tarse plus élevé, à ongles obtus. Enfin viennent les Hyènes avec quatre doigts aux quatre membres, tarse encore plus élevé, doigts plus courts et ongles plus obtus.

Mais à côté de séries parfaitement continues DE BLAINVILLE distingue des formes spéciales, moins nettement reliées aux autres et qu'il appelle des *anomalies*. La notion d'anomalie, introduite dans la série animale, est des plus importantes, parce qu'elle fait ressortir un des traits les plus frappants de la systématique et sur lequel on n'a pas assez insisté, l'isolement de certaines formes. Les anomalies tiennent pour DE BLAINVILLE à ce que, quoique la majorité des espèces, dans chaque type, soit construite pour vivre dans un ensemble de circonstances généralement identiques, on peut trouver des espèces faites pour vivre dans de tout autres conditions. Ainsi parmi les Secundatès, animaux d'habitude terrestres, certains vivent sous terre (Taupes), d'autres dans l'air (Chiroptères), d'autres encore dans l'eau (Phoques) et constituent autant d'anomalies. Mais celles-ci sont parfois encore plus marquées, parce qu'elles sont offertes par des êtres présentant des caractères ambigus qui les rattachent à des groupes très divers et ne permettent pas de les conserver, comme les anomalies moins fortes, dans la série ordinaire. Tel est le cas des Paresseux que DE BLAINVILLE plaça tout d'abord, comme anomalie, parmi les Primatès, à cause de leur poitrine large et déprimée plutôt que comprimée, de leur tête ronde à crâne grand par rapport à la face, de leurs membres antérieurs plus grands que les postérieurs et capables de saisir et de porter à la bouche, enfin à cause de la position pectorale de leurs mamelles.

La sériation n'est aucunement pour DE BLAINVILLE la conséquence d'un développement graduel, d'un perfectionnement s'effectuant d'une espèce à l'autre, mais l'expression de la pensée créatrice qui a voulu faire un règne animal intelligible à l'Homme. En formant des êtres de plus en plus sensibles, de plus en plus animés, de plus en plus intelligents, le Créateur a fourni à l'Homme un monde de formes qu'il pouvait comprendre, dont il saisissait la raison d'être et les rapports réciproques, tandis que les espèces isolées seraient restées incompréhensibles.

Séries réelles ou génétiques. — Après l'introduction des idées transformistes l'idée de série se lia à celle de filiation, les séries prirent une valeur réelle, on s'efforça même de former une série unique, ou comme on disait de représenter l'arbre phylogénique du Règne animal. On ne tarda pas d'ailleurs à voir que le développement de ce dernier n'était point représenté par une chaîne continue d'anneaux placés bout à bout, mais bien plutôt par un certain nombre de lignes divergentes, partant toutes d'un même point représenté par une forme initiale très simple, de laquelle elles s'écartaient plus ou moins rapidement pour donner à leur tour de nombreux rameaux. La série unique de DE BLAINVILLE était donc remplacée par plusieurs séries distinctes n'ayant entre elles de commun que leur point de départ. Il est inutile d'ajouter que ni sur la nature du point de départ, ni sur le nombre des lignes de divergences les auteurs ne s'entendaient entre eux. Mais dans les rameaux phylétiques décrits il en était plusieurs répondant assez bien à de véritables séries régulières et sans trop de lacunes, telles qu'on devait en trouver si les théories transformistes étaient fondées.

L'une de ces séries, très impressionnante par sa longue durée et par l'échelonnement très graduel de ses termes, est celle des Équidés. On rencontre en effet à partir de l'Éocène de petits Périssodactyles à quatre doigts, passant régulièrement à des formes plus grandes, plus digitigrades, et dont les doigts latéraux s'atrophiaient peu à peu, tandis que le médian devenait plus fort. Les transformations de la denture suivaient la même marche que celle des membres, de sorte que l'on avait une série fort bien réglée de formes successives allant de l'*Eohippus* au Cheval actuel.

On retrouva ensuite plusieurs séries qui, pour être moins longues et moins complètes que celle des Équidés, étaient néanmoins très intéressantes, mais on ne tarda pas aussi à voir que les animaux d'un même groupe loin de former une série unique et continue formaient le plus souvent des séries multiples parallèles entre elles et méritaient par con-

séquent le nom de groupes polyphylétiques. Un des exemples les plus frappants de cette disposition polyphylétique est donné par le groupe des Rhinocéros qu'Osborn (1910) a divisé en sept rameaux distincts : 1° Diceratheriinæ, à cornes paires ; 2° Aceratheriinæ, sans cornes ; 3° Teleocerinæ, avec une corne à la pointe des os nasaux, pieds et membres très courts ; 4° Dicerarhinæ, avec deux cornes et de larges incisives, représentés par les Rh. de Sumatra actuels ; 5° Dicerinæ, avec deux cornes, pas d'incisives, survivant dans le Rh. africain ; 6° Rhinocerotinæ, avec une seule corne antérieure large, des incisives antérieures, survivant dans l'Inde et à Java ; 7° Elasmotheriinæ, forme géante, hypsodonte, avec une seule corne postérieure, disparue avec le Pleistocène.

De plus en plus les découvertes paléontologiques ont conduit à des résultats analogues et ont montré que les êtres se développaient suivant des séries polyphylétiques, c'est-à-dire sous forme de rameaux distincts qu'il est souvent très difficile de raccorder aux branches souches qui sont censées leur donner naissance. (Voyez Depéret, 1907 : Transformations du Monde animal).

Telle a été l'évolution de l'idée de série en zoologie. Partant d'une liaison générale entre les êtres, d'une sorte d'échelle idéale basée sur le développement inégal de leur animalité, on est arrivé à des séries beaucoup plus courtes, n'embrassant qu'un petit nombre de formes, mais qui du moins paraissent réelles, et le sont certainement lorsqu'elles sont établies sur un nombre suffisant de documents zoologiques et paléontologiques.

Cependant on ne saurait trop insister sur l'existence, à côté de ces séries réelles, de bien plus nombreuses séries artificielles basées sur des documents imparfaits et sur des vues préconçues. Il est en effet facile d'imaginer parmi les différentes espèces d'un ordre une sériation régulière, établie sur le développement d'un organe ou d'un appareil. Mais rien n'indique que cette sériation traduise exactement les rapports que ces espèces ont entre elles, parce que l'on pourrait en obtenir une tout autre en choisissant pour norme un autre appareil tout aussi important que le premier. Cuvier essayant de ranger sérialement les Carnassiers d'après leur denture arrivait à en distinguer deux groupes : un premier, avec une seule dent tuberculeuse, comprenait une série formée par les Chats, les Hyènes, les Martes ; un second, avec deux dents tuberculeuses, donnait l'arrangement Chiens, Civettes, Ours. Ainsi les Chats seraient très rapprochés des Hyènes dont les séparent les Chiens pour de Blainville, et inversement les Civettes seraient très écartées des Chats contrairement aux idées de ce même naturaliste.

Ces deux sériations discordantes des espèces d'un même groupe doivent d'autant mieux mettre en garde contre les dangers de ces sortes de spéculations, que chacune d'elles paraît tout à fait vraisemblable et fondée sur le développement adaptatif d'un appareil important. Depéret a d'ailleurs montré combien on à confondu en paléontologie le développement fonctionnel d'un organe isolé avec celui d'un phylum.

L'arrangement sérial doit donc, avant d'être admis comme généalogique, satisfaire à toutes les conditions zoologiques et paléontologiques qui peuvent seules lui donner quelque certitude. Ces conditions se trouvent assez fréquemment réunies pour les Mammifères, les derniers venus dans la suite des temps, et dont la faune actuelle, bien connue, permet aussi de mieux comprendre les types éteints. Aussi possède-t-on pour ces derniers un certain nombre de séries phylétiques très intéressantes et sans doute très proches du développement réel. Mais ces séries sont toutes très courtes, aucune n'atteint la longueur et la richesse de termes de celle du Cheval, et elles sont formées le plus souvent par des rameaux parallèles que l'on ne peut que théoriquement relier entre eux à leur base.

Il y a de plus en plus une tendance très forte à subdiviser même des groupes qui paraissaient très uniformes. Sergi (1920, p. 420) pense que les Anthropoïdes et les divers types de Singes sont des rameaux polyphylétiques, dont l'origine nous échappe. Il y a donc beaucoup de types discontinus dans le Règne animal. Tels sont, pour ne citer que quelques exemples, l'Amphioxus isolé parmi les Prochordés, les Dipneustes monopneumonés représentés par deux genres dans la classe des Poissons, l'Archaeopteryx parmi les Oiseaux, les Monotrêmes, les Nomarthrés parmi les Édentés, le Daman, Ongulé absolument séparé aujourd'hui des êtres du même groupe, la Taupe et le Galéopithèque isolés parmi les Insectivores et bien d'autres.

La discontinuité se montre aussi non seulement entre les formes et les types, mais même dans les organes, et l'on voit souvent un caractère anatomique important se présenter ou au contraire disparaître d'une manière soudaine et sans préparation. Ainsi l'absence de pouce s'observe parmi les Singes chez les Colobes (Catarrhiniens) et chez les Atèles (Platyrrhiniens) voisins de genres parfaitement pentadactyles. La queue manque chez le Magot alors qu'elle est très développée chez les autres Singes du même groupe. Le grand épiploon soudé au côlon transverse chez l'Homme et le Chimpanzé présente une disposition différente chez les Singes de l'Ancien Continent, pour montrer de nouveau une attache au côlon chez le Plathyrrhinien *Cebus*. Le poumon de l'Orang est indivis, tandis que celui de ses proches voisins est divisé en lobes. Chez les

Oiseaux la distribution des sacs aériens et de leurs bronches récurrentes n'a aucun rapport fixe avec la position systématique des espèces étudiées (A. JUILLET, 1912).

Transitions. — Dans nombre de cas les groupes ne peuvent pas être rangés en série continue, mais on trouve cependant entre eux quelques rapprochements : c'est ce que l'on a appelé des transitions.

L'idée de transition est extrêmement vague et mal définie et repose le plus souvent sur une confusion entre le développement fonctionnel et le rang systématique, ou sur des ressemblances partielles insuffisantes pour justifier un rapprochement génétique.

L'exemple le plus frappant de transitions purement fonctionnelles est donné par le *Lepidosiren*. Lorsqu'on découvrit les Dipneustes (1837), certains traits de leur organisation (orifice interne des fosses nasales, poumon, nageoires filiformes) firent croire qu'ils représentaient le chaînon intermédiaire entre les Poissons et les Amphibiens. Or il n'en est rien, car toute leur architecture (structure de l'appareil branchial, constitution de la cavité viscérale et de ses parois, ceintures des membres, colonne vertébrale non divisée en régions, musculature), est celle de véritables Poissons, et ils ne présentent avec les Amphibiens que des convergences fonctionnelles reposant d'ailleurs sur des appareils différents de ceux qu'on leur compare chez les Amphibiens. Les orifices des fosses nasales ont une situation très particulière, le prétendu poumon n'est morphologiquement qu'une vessie natatoire et les nageoires, loin d'être intermédiaires entre celles des Poissons et le chiridium, ne sont qu'une dégénération des premières.

Des ressemblances anatomiques portant sur des points secondaires ont été aussi invoquées comme preuves de transition, sans qu'elles puissent avoir cette signification. Ainsi on a voulu voir dans la queue et les dents de l'Archaeopteryx deux caractères de transition vers les Reptiles. Mais ce ne sont point des caractères de classe, car ils peuvent manquer ou exister dans les différents membres d'une de ces subdivisions systématiques, et par conséquent ils ne peuvent en quoi que ce soit rapprocher l'Archaeopteryx, véritable Oiseau par tant de caractères et notamment par ses plumes, des Reptiles vrais. D'ailleurs on a souvent pris à tort certaines dispositions anatomiques mal définies et insuffisamment comprises, pour des caractères distinctifs permettant de rapprocher entre eux certains groupes. Les confusions ainsi faites sont si importantes que nous reviendrons longuement plus loin sur la nécessité de soumettre les prétendus caractères à un examen critique sévère avant de les admettre comme marques signalétiques de tel ou tel type (voy. p. 658).

L'existence de caractères isolés reliant entre eux des groupes non continus par le reste de leur organisation, a conduit à un moment donné aux classifications rétiformes dans lesquelles les groupes, au lieu d'être placés à la suite, en série, sont disposés les uns autour des autres ou encore diversement articulés entre eux comme les pièces d'un jeu de patience. Cette solution s'imposa parce que le nombre des caractères étudiés était devenu tel qu'il était impossible d'exprimer tous les rapports des êtres, et que l'arrangement en réseau avait du moins l'avantage de faire ressortir les multiples liaisons suggérées par la présence commune de certains caractères dans des groupes très divers. Mais cette tentative a perdu beaucoup de son intérêt avec le triomphe des théories évolutionnistes. En effet les groupes situés aux nœuds du réseau ne peuvent être vraiment considérés comme primitifs et comme sources de ceux qui les entourent, car, constitués surtout avec des formes actuelles, ils sont trop jeunes et déjà trop différenciés pour avoir ce rôle.

Les avantages apparents des classifications rétiformes, unis à leur invraisemblance au point de vue évolutif, montrent déjà l'erreur foncière qui consiste à vouloir juger des affinités réelles et des rapports de consaguinité des êtres sur des caractères isolés, au lieu d'envisager l'ensemble de l'organisme, et cela doit mettre en garde contre l'emploi de ces caractères pour trancher ces questions. Beaucoup des relations imaginées tiennent simplement à la confusion sans cesse renouvelée entre les degrés divers du développement d'une fonction, observés dans un certain nombre d'animaux, et le développement réel, génétique, de ces derniers. Il n'y a qu'un petit nombre de fonctions et il y a au contraire une variété immense d'êtres pour les remplir. Il doit donc y avoir forcément entre les organes de ces derniers des ressemblances et des différences qui peuvent être naturellement rangées en séries. Mais conclure que cette sériation idéale indique une série réelle, généalogique, est absolument inexact. La discordance entre les séries ainsi formées et la descendance réelle a été déjà bien des fois montrée pour des cas particuliers, mais elle existe indubitablement aussi dans le plus grand nombre de ces rapprochements, comme le prouve le fait qu'ils sont presque tous obtenus à l'aide d'espèces actuelles.

Contejean énumérait il y a déjà longtemps (1868) les formes actuelles qui peuvent être considérées comme des transitions : l'Amphioxus, le Lepidosiren, les Batraciens, les Monotrèmes, le Daman, le Chiromys, le Galéopithèque. De nos jours encore on cite fréquemment des transitions nombreuses entre les êtres actuels, plus nombreuses même qu'entre les fossiles des groupes correspondants, comme le signale Boule (1913, p. 51) à propos des Primates. Or c'est le contraire qui

devrait arriver si ces formes dites de transition représentaient des stades réels de l'évolution, car les formes actuelles ne dérivant pas les unes des autres, mais de formes antécédentes, ce sont ces dernières seules qui devraient pouvoir présenter des caractères mixtes ou intermédiaires.

Des transitions existent entre les différentes formes que revêt un même appareil dans les diverses espèces d'un même groupe ou de groupes voisins. L'exemple de la belle sériation des Carnassiers faite par DE BLAINVILLE le prouve à l'évidence. Il est impossible d'imaginer une série plus vraisemblable et plus séduisante, mais il est clair aussi qu'elle n'a absolument aucune signification au point de vue génétique, puisqu'il est manifestement prouvé que l'évolution des Carnassiers ne s'est point faite en suivant cet ordre et avec ces étapes.

2° **Détermination et valeur des caractères. Leur application en systématique.** — Un caractère est un trait particulier considéré comme une marque ou comme un signe permettant de distinguer un être d'un autre, ou de le rapprocher de certaines formes éloignées de lui d'autre part. Lorsque CUVIER entreprit de donner dans son « Règne animal » une classification rationnelle et scientifique, il chercha parmi les caractères employés par ses prédécesseurs ceux qui lui paraissaient mériter le plus de confiance et il s'arrêta à ceux qui, tirés de la conformation, étaient par là même toujours présents, toujours apparents. « Pour que chaque être puisse toujours se reconnaître dans ce système, disait-il, il faut qu'il porte son caractère avec lui, et l'on ne peut prendre les caractères dans des propriétés ou dans des habitudes dont l'exercice soit momentané, mais seulement dans la conformation. » Les naturalistes se sont scrupuleusement soumis à cette règle et ont laissé de côté, à tort certainement, les caractères psychiques et les mœurs qui ont une valeur considérable. D'autre part l'étude minutieuse des espèces, le désir de mettre en lumière tout ce qui pouvait les rapprocher ou au contraire les séparer d'autres espèces, ont conduit à élargir par trop la définition des caractères et à considérer comme des marques propres à tels ou tels groupes des conformations qui n'ont aucune valeur spécifique, parce qu'elles résultent simplement de convergences fonctionnelles ou de développements identiques, mais conditionnés dans chaque cas par des raisons différentes, et par conséquent n'indiquant aucun rapprochement réel entre les êtres qui les présentent. Un bon exemple de cette manière de comprendre les caractères, et qui fournit en même temps d'excellents arguments pour la réfuter est donné par la discussion des affinités des Paresseux, faite par DE BLAINVILLE dans son « Ostéographie ».

Ce sont pour lui des Primates par la forme du tronc presque sans queue, large et déprimé plutôt que comprimé ; par leur tête ronde à museau court, sans muffle ; par la longueur et la mobilité du cou, la largeur du bassin, la disproportion des membres antérieurs et postérieurs ; par la nudité de leur paume et de leur plante et par leur préhension palmaire et plantaire ; par leur vie arboricole, leur nourriture végétale, portée à la bouche par les mains ; par une seule paire de mamelles pectorales ; par la présence d'un radius et d'un cubitus distincts ; par la rondeur du proximum du radius, la grande étendue du carré pronateur indiquant un degré élevé de pronation-supination ; par la mobilité du carpe sur l'avant-bras et du tarse sur la jambe ; par leur utérus indivis, leur fœtus unique, naissant à un état très développé.

Ce ne sont pas des Primates par la latéralité et la petitesse des yeux, leurs petites oreilles ; par leurs dents ; par la position terminale des orifices nasal et vertébral du crâne, l'orbite incomplète, confondue avec la fosse temporale, la grandeur de l'espace interorbitaire, l'étendue de l'ethmoïde criblé, la grandeur des os du nez, la petitesse des incisifs ; par la position faciale du lacrymal, la forme de l'arcade zygomatique, la grande saillie de l'apophyse angulaire de la mandibule, le grand nombre des vertèbres dorsales, des sternèbres et des côtes, celles-ci élargies ; par la présence d'un manubrium bien prononcé, dans une espèce au moins, la petitesse des clavicules, l'absence de l'intermédiaire du carpe, la proportion et la forme des métacarpiens et des doigts, enfin par l'absence du pouce opposable au pied et la brièveté du métatarse.

Ce sont des Édentés par leurs doigts et leurs ongles en crochets, la grossièreté et l'abondance du pelage ; par le mode de préhension de la main en totalité contre le poignet ; par la séparation longue des frontaux, la petitesse des deux paires d'os palatins et des incisifs ; par la longueur de la courbure presque unique de la colonne vertébrale, le petit nombre des vertèbres lombaires vis-à-vis des sacrées ; par l'étroitesse des sternèbres, la solidité et la largeur des côtes ; par la faiblesse de la clavicule, par la forme arrondie de l'omoplate et la disproportion des quatre sortes d'os des doigts ; par l'articulation du sacrum à la fois avec l'ilion et avec l'ischion ; par la forme comprimée et élargie du proximum fémoral ; par la forme du premier cunéiforme et la proportion des os du métatarse et des doigts ; enfin par leurs dents qui, comme chez les Édentés, n'offrent presqu'aucune différence entre le second âge et l'âge adulte.

Cette longue énumération fait bien comprendre la multiplicité et la variété des traits que l'on considère comme des caractères de confor-

mation. Elle permet aussi de voir que beaucoup d'entre eux ne méritent pas d'être pris comme indices de rapprochement entre les types.

Le crâne globuleux des Paresseux n'est pas forcément un trait de Primate, car cette forme peut dépendre de bien des facteurs (développement cérébral, raccourcissement de la face des Paresseux qui ne sont pas obligés d'avoir un museau long pour cueillir leur nourriture, conditions imposées par la station renversée, etc.), au lieu de reproduire un trait hérité des Primates. Il en est de même pour leur thorax aplati. Ce n'est pas un caractère des Primates, mais seulement de quelques-uns d'entre eux (Anthropomorphes, Homme), et qui n'a point de valeur systématique, car les conditions de sa formation ne sont pas les mêmes dans les deux cas. Chez l'Homme notamment entrent en ligne pour déterminer cette forme de thorax la station debout et l'orientation des omoplates et des bras, qui n'interviennent pas chez les Singes. D'ailleurs un thorax aplati s'observe aussi chez les Chiroptères où il est en corrélation avec d'autres faits, et chez certains Insectivores (Taupes, Musaraignes), où il obéit encore à d'autres nécessités (présence d'un angle cervico-dorsal très marqué, entraînant l'étroitesse de la partie antérieure du thorax et l'aplatissement du reste de cette cage pour subvenir à l'agrandissement de la cavité viscérale). Un même organe ou une même région peuvent donc revêtir la même forme pour des raisons très diverses, et par conséquent cette forme ne peut à aucun égard être prise pour un caractère systématique.

De même on a souvent donné les mamelles pectorales comme un caractère de Primates bien qu'elles se trouvent non seulement chez les Chiroptères que Linné réunissait à ceux-ci, mais chez les Paresseux et chez les Siréniens, deux groupes aussi éloignés que possible des précédents. En réalité la situation pectorale de ces organes n'est le caractère distinctif d'aucun ordre de Mammifères, elle résulte tout simplement de l'application spéciale dans les espèces où on la rencontre, d'une des possibilités de développement offertes par les ébauches mammaires. On sait que ces dernières peuvent se développer, chez les Mammifères, sur toute la longueur d'une ligne allant du creux de l'aisselle au pli de l'aine. Mais cela se réalise rarement et elles se forment seulement d'habitude sur un point quelconque de cette ligne, en rapport avec le genre de vie. Chez les Singes, arboricoles souvent assis sur les arbres, les mamelles pectorales sont plus favorables à l'allaitement des jeunes, chez les Chiroptères cette situation est sans doute liée à la nécessité de rapprocher du centre de gravité de l'animal, situé assez en avant, le jeune attaché à la mamelle de sa mère pendant le vol. Des mamelles inguinales seraient défavorables. On peut en dire autant chez

le Galéopithèque. Quant aux Siréniens, cette situation s'explique si l'on songe que, chez ces animaux fréquentant les bas-fonds, la seule partie de leur corps qu'ils puissent soulever au-dessus du sol à ce moment est leur poitrine, appuyée sur les membres antérieurs.

Certaines ressemblances anatomiques souvent prises comme caractères se révèlent, examinées de plus près, comme purement apparentes et sans aucune valeur systématique. Tel est le cas de la perforation de la cavité cotyloïde du bassin. Cette perforation s'observe chez les Crocodiliens, les Dinosauriens, les Oiseaux, l'Échidné. On n'a pas manqué d'en faire un caractère d'affinité entre toutes ces formes, d'autant plus que l'on croyait pouvoir déjà, pour d'autres raisons, rapprocher l'Échidné des Reptiles, et les Oiseaux des deux groupes de Reptiles indiqués ci-dessus. Or on a vu (1re partie) que la cavité cotyloïde est très diversement constituée chez ces différents animaux, et quant à la perforation cotyloïdienne, elle s'explique très simplement par de tout autres raisons qu'une continuité héréditaire entre ces divers bassins. Chez tous ces animaux en effet la tête du fémur ne s'articule point avec toute la surface du cotyle, mais seulement avec son pourtour. En vertu de la loi d'excitation fonctionnelle, il ne doit point se former d'os là où il n'y a pas de pressions à subir, et le fond de la cavité cotyloïde reste membraneux dans tous les cas où il ne sert pas à l'articulation, sauf chez les Mammifères où il devient osseux, parce que la réunion des trois os autour du cotyle est un des principaux points de résistance du bassin. Mais si les conditions de résistance du bassin viennent à changer, comme chez l'Échidné par exemple, où le grand développement du plancher pelvien et le mode d'action de la jambe sont bien différents de ce qu'ils sont chez les autres Mammifères, le fond du cotyle reste membraneux. Chez le Hérisson où le déplacement en arrière de la symphyse pubienne introduit aussi un nouvel élément dans la répartition des résistances du bassin, le fond osseux de la cavité cotyloïde devient si mince qu'il est transparent et qu'il ne faudrait pas grand chose pour qu'il disparaisse entièrement.

D'autres fois on a compris d'une manière si schématique les conformations choisies comme caractères, que ces derniers perdent toute valeur comme marques distinctives ou comme rapprochement. Ainsi lorsqu'on a considéré comme un même caractère (*situs erectus*) l'attitude d'un Pingouin, d'une Gerboise et d'un Homme, on a confondu des choses totalement différentes. L'attitude dressée d'une Gerboise ou d'un Pingouin s'obtiennent par des moyens trop différents de ceux employés chez l'Homme pour avoir rien de comparable avec la sienne. Dans tous les cas de bipédie répandus chez les Amniotes il est facile à

l'aide de quelques modifications peu profondes d'obtenir l'allure dressée. Mais la bipédie de l'Homme est quelque chose de très particulier ; elle exige un arrangement concordant de toutes les parties du squelette et donne à l'ensemble de ce dernier une forme absolument spéciale, aussi indépendante de celles qui en paraissent le plus rapprochées, que le sont celles des Cétacés ou des Chiroptères par rapport à celles des autres Mammifères.

De ce que certaines races humaines ou certains individus ont le pouvoir d'écarter fortement le gros orteil des autres doigts et de saisir entre eux certains objets, on a conclu à un passage vers le pied des Singes alors que ce dernier est bâti sur un modèle tout à fait différent. En effet, l'axe du pied de l'Homme passe par le gros orteil et le bord interne du pied qui forment son principal soutien, tandis que chez les Anthropomorphes l'appui est placé sur le bord externe. Lorsqu'on rapproche les deux cas, on substitue donc à la réalité anatomique, toute différente, une simple analogie fonctionnelle résidant dans la préhension possible par le gros orteil. Ce n'est pas là du tout une simple querelle de mots si l'on réfléchit à toutes les différences de structure qui existent entre ces deux types (voir p. 427).

Lorsqu'on rapprochait la peau nue de l'Homme de celle des Chiens turcs ou des Cétacés, on imaginait de toutes pièces un caractère absolument inexistant, car la nudité des uns et des autres n'a rien de commun. La peau humaine est nue *sous toutes les latitudes*, celle des Chiens turcs ne l'est que dans une race locale. L'épiderme des Cétacés ne possède ni stratum granulosum ni couches cornées, sa comparaison avec celui de l'Homme manque donc totalement de base anatomique. La nudité de la peau chez les Mammifères n'est pas un caractère commun, un fait identique se rencontrant çà et là, c'est le résultat de conditions différentes dans chaque cas. Il serait facile de multiplier ces exemples.

Cela montre avec quelle prudence il faut agir dans la détermination des caractères. D'abord il faut toujours s'attacher, pour juger de la nature d'un être, à bien comprendre *l'ensemble* de son organisation, et à toujours donner le pas à cet ensemble sur n'importe quel caractère isolé si important qu'il paraisse. Ensuite, avant de donner la valeur de caractère, c'est-à-dire de marque signalétique, à une disposition quelconque, il faut l'avoir étudiée aussi complètement que possible afin de voir quelle est sa signification, et de discerner nettement si elle résulte de simples conditions particulières qui peuvent se retrouver ailleurs, ou si elle exprime au contraire une propriété essentielle se transmettant dans toutes les formes du même type. Autrement on peut être trompé par de simples apparences et croire comparables

des parties qui sont en réalité différentes, comme on l'avait fait jusqu'ici pour la symphyse pubienne des Sauriens comparée à celle des autres Vertébrés ou pour la ceinture scapulaire des Monotrêmes rapprochée de celle des Reptiles.

Les *caractères nus*, c'est-à-dire les ressemblances acceptées sans analyse critique, aussi poussée que possible, des conditions auxquelles elles répondent, doivent être réservés jusqu'à plus ample informé. On ne doit pas se servir pour rapprocher ou pour éloigner des êtres de traits dont on ne comprend pas la signification, et comme il en est beaucoup de tels, la recherche de cette signification est un des desiderata les plus pressants de la Zoologie. D'Arcy W. Thompson a très bien senti la nécessité de cette réserve dans l'interprétation des caractères comme preuves d'affinités et l'a développée dans un exemple frappant. Zeuglodon, dit-il (p. 716), est un Cétacé qui se rapproche des anciens Créodontes et par conséquent, bien que de loin, des Phoques. Mais on ne sait pas s'il nageait comme les Cétacés ou comme les Phoques. Que son scapulum ressemble à celui d'un Cétacé n'est pas une preuve que c'est le résultat d'une parenté, pas plus que la différence de ses vertèbres d'avec celles des Cétacés n'est la preuve que cette parenté fait défaut. Le premier fait prouve qu'il se servait de ses nageoires comme les Cétacés, le second que ses mouvements généraux et son équilibration dans l'eau étaient tout à fait différents. Les Cétacés peuvent descendre d'un Carnivore ou d'un Ongulé, mais quelle que soit l'alternative, nous ne devons pas nous attendre à trouver à celui-ci l'épaule, le bassin ou la colonne vertébrale d'un Lion ou d'un Bœuf, parce qu'il lui aurait été physiquement impossible de vivre avec ces appareils. Si nous espérons trouver les anneaux manquants entre un Cétacé et ses ancêtres terrestres, ce n'est pas par des conclusions tirées du scapulum, de la colonne ou même d'une dent, mais par la découverte de formes réellement intermédiaires *par leur structure générale* (1).

3° **Répétition de formes semblables dans des groupes différents : Orthogenèse, parallélisme.** — On observe souvent dans des groupes parfaitement distincts des variations semblables ou analogues. Certaines de ces variations se rapportent à l'orthogenèse, d'autres à l'adaptation.

On entend par orthogenèse (Eimer) le fait que le développement des organismes ne s'effectue pas dans toutes les directions possibles, mais qu'il suit plutôt des directions déterminées, comme s'il y avait dans les êtres des tendances évolutives, ou mieux des ébauches identiques, géné-

(1) Non souligné dans le texte.

ralement répandues dans le monde animal ou végétal, et qui tendent à se réaliser dans les divers groupes (K. C. SCHNEIDER). A l'orthogenèse se rattachent pour ce dernier les phénomènes suivants : la symétrie qui, dérivant de la symétrie radiale de la sphère ovulaire, donne les différentes symétries radiaires, la symétrie bilatérale et l'asymétrie ; la métamérie ou subdivision transversale d'un être bilatéral ; la loi d'accroissement de volume (COPE, DEPÉRET), qui s'observe dans le développement de tant de Vertébrés. On peut y rapporter aussi le développement excessif de certains organes (dents du Babiroussa, du Narval, des Mastodontes et des Éléphants, des Morses, des Dinotherium, des Machairodus et Megalosaurus ; cornes géantes de certains Bovidés, de certains Cerfs, plaques dermiques des Stegosaurus, etc., etc.). Est encore orthogénétique la variation parallèle observée dans des groupes différents, c'est-à-dire l'apparition de caractères identiques chez des formes parentes ou éloignées. Un bel exemple de cette orthogenèse est donné par la monodactylie réalisée à la fois chez les Macrauchénidés et les Équidés, si différents par le reste de leur organisation. D'autre part l'orthogenèse dans des formes parentes s'exprime chez les Conifères où les mêmes formes rampante, pendante, pyramidale, branchée, serpentante, se répètent toujours indépendamment des conditions d'existence (ZEDERBAUER).

D'autres faits moins importants rentrent encore dans l'orthogenèse. Ainsi dans les plantes on retrouve toujours des variétés *alba*, *glaber*, *nitens*, *levis*, *radiata*, *tomentosa*, *pubescens*, *villosa*, etc. Le bec croisé se rencontre d'une manière aberrante, en dehors de l'espèce typique, chez dix espèces d'Oiseaux. Des formes géantes s'observent dans tous les groupes. Des tarses emplumés se voient chez les Poulets, les Canaris, les Pigeons, espèces appartenant à des types bien différents ; de longs poils se rencontrent chez les Bœufs, les Chèvres, les Moutons, les Chats, les Lapins, les Cobayes. Des réductions parallèles des doigts s'observent chez les Artio- et les Périssodactyles ; des cornes céphaliques existent chez les Reptiles (Cératopsidés), chez un Oiseau (Casoar), et parmi lesMammifères chez les Rhinocéros, Cerfs, Antilopes, Bovidés, Brontotherium, Titanotherium, Arsinotherium. Le museau en scie se rencontre chez la Raie *Pristis* et chez *Pristiophorus*, un vrai Squale ; les dents rongeuses chez les Rongeurs, chez *Hyrax* et chez les Tillodontes. Des formes aussi éloignées que le bivalve *Hippurites*, le Brachiopode *Richtofenia*, le coralliaire à opercule *Calceola*, sont extraordinairement semblables.

D'autre part il existe dans des groupes distincts des variations parallèles liées au genre de vie. Ainsi l'on peut établir chez les Rongeurs

et chez les Insectivores les deux séries parallèles suivantes qui coïncident non seulement par l'aspect général des espèces comparées, mais par certains caractères profonds. En effet les Rats-Taupes qui ont des yeux réduits, sont seuls, avec quelques Insectivores fouisseurs, à avoir des poils à reflets métalliques brillants.

Genre de vie	Insectivores	Rongeurs
Grimpeurs	Tupaja	Ecureuil ....
Marcheurs	Musaraigne	Rat......................
Sauteurs	Macroscélide	Gerboise ....
Nageurs	Desman	Ondatra ....
Fouisseurs	Taupe....................	Oryctère (Rat Taupe) ......
Epineux	Tanrec	Porc épic ....

Les Marsupiaux présentent également des formes parallèles à celles des Placentaires avec des types carnivores, insectivores, herbivores, rongeurs.

4° **Relations numériques entre les espèces et les types.** — Le nombre des espèces est loin d'être le même dans les divers embranchements ou dans les différentes classes. Très élevé dans certains groupes, il est au contraire très réduit dans d'autres. Il y a là quelque chose qui mériterait d'être examiné de très près. Malheureusement les données que l'on possède sur ce sujet sont difficiles à recueillir, et faute de mieux je donnerai ici un tableau emprunté à PLATE (1913), et construit d'après les travaux de MŒBIUS.

Ce tableau est à la fois incomplet et un peu chaotique puisqu'il met sur le même rang des groupes aussi différents que des embranchements, des classes et des ordres. Néanmoins, tel qu'il est, il offre un moyen assez commode de se rendre compte des énormes différences qui existent entre les divers types. Il a aussi l'avantage, en donnant à la fois les chiffres de LINNÉ et ceux de la fin du siècle dernier, de montrer éloquemment la multiplication extraordinaire du nombre des espèces depuis cet auteur. On verra toutefois que si ce nombre a énormément grossi la loi de répartition des espèces dans les groupes est restée la même, et que les groupes riches en espèces d'alors, sont encore les plus riches aujourd'hui. C'est une garantie que, même incomplet et inexact au point de vue absolu, ce tableau donne cependant une idée suffisamment approchée des choses. Le nombre des espèces vivantes qu'il rapporte est de 415.600 ; si l'on y ajoute les 80.000 espèces fossiles

connues à ce moment (Neumayer), on arrive à 500.000 espèces, environ, réparties dans vingt-deux groupes. Si les espèces étaient également distribuées entre les groupes, chacun d'eux en comprendrait environ 18.800, mais il est loin d'en être ainsi. Cinq *ordres* des Insectes sur sept

GROUPES	LINNÉ 1758	ESPÈCES CONNUES 1898	GROUPES	LINNÉ 1758	ESPÈCES CONNUES 1898
Mammifères	183	3.500	*Report*	3.236	334.550
Oiseaux	444	13.000	Myriapodes	16	3.000
Reptiles et Amphibiens	181	5.000	Crustacés	89	8.000
Poissons	414	12.000	Pycnogonides	—	150
Lepidoptères	542	50.000	Vers	41	8.000
Coléoptères	595	120.000	Tuniciers	3	400
Hymenoptères	229	38.000	Bryozoaires	35	1.000
Diptères	190	28.000	Mollusques et Brachiopodes	674	50.000
Névroptères	35	2.050	Echinodermes	29	3.000
Orthoptères	150	13.000	Eponges (Cœlentérés ?)	11	1.500
Hémiptères	195	30.000	Protozoaires	28	6.000
Arachnides	78	20.000		4.162	415.600

le dépassent, de même la classe des Arachnides. La classe des Insectes à elle seule comprend 281,000 espèces, plus de la moitié du nombre total des espèces fossiles et vivantes ! Les Myriapodes et les Crustacés forment aussi les groupes les plus riches.

Il est impossible de ne pas être frappé du rapport qui existe entre le type Arthropode et la différenciation extraordinaire de ses formes spécifiques. Les Arthropodes ont un squelette externe qui ne se prête plus à des modifications dès qu'il est durci, à l'éclosion de la larve et jusqu'à la prochaine mue ou métamorphose. Ils possèdent des membres unimétamériques, formés d'un seul rayon articulé, pouvant présenter il est vrai de courts appendices latéraux mais ne formant jamais, chez les Insectes, une lame à plusieurs rayons, comme c'est le cas dans l'autopode des Vertébrés. Aussi ces membres ne peuvent-ils se plier aux nombreux usages auxquels se prête si aisément une patte de Mammifère plantigrade par exemple. Ils sont astreints à un emploi bien plus étroitement déterminé, d'où autant de membres différents qu'il y a de fonctions spéciales. Celles-ci sont infiniment plus variées chez les Insectes, vivant sur terre, que chez les Crustacés presque tous confinés dans la vie aquatique. La fonction du vol entraîne la formation de membres dorsaux, sans rapports morphologiques avec les membres ventraux représentant seuls les appendices métamériques. Les ailes, conformées de manières diverses, caractéristiques des ordres, sont en outre susceptibles de présenter une grande

variété de formes, ou de colorations que l'on désigne souvent comme caractères d'ornementation, faute d'un mot meilleur. Les membres ventraux (pièces buccales et pattes) sont adaptés aux divers modes de préhension de la nourriture ou de locomotion, ou encore à des travaux d'ordre moins général (rapes, tarières, brosses des Abeilles, etc.), et infiniment variés comme le sont les mœurs des Insectes. Toutes ces conditions expliquent aisément le nombre prodigieux des espèces d'Insectes dont rien n'approche dans les autres groupes. En effet dans le plus riche d'entre eux, celui des Mollusques, les classes les plus favorisées, celle des Gastéropodes (y compris les Pulmonés et les Hétéropodes), et celle des Lamellibranches possèdent : la première 15.000, la seconde 6.000 espèces environ (Woodward S. P.).

La relation qui existe entre le nombre des espèces et celui des types dans une même classe est encore plus importante en raison des conséquences théoriques qui en découlent. Cette relation est exprimée dans la loi suivante de Fuchs (K. C. Schneider 1911) :

Le nombre des espèces dans un groupe est en raison inverse de celui des types renfermés dans le même groupe. En d'autres termes lorsqu'un groupe est riche en types, il est pauvre en espèces et vice-versa. Ainsi les Crustacés, les Mammifères sont riches en types, les Insectes, les Oiseaux en espèces. Il en est de même chez les Végétaux : les Smilacées, les Rosiflores, les Liliiflores sont riches en types, les Composées, les Légumineuses et les Graminées sont riches en espèces. Comme l'a fait remarquer Fuchs, cette distribution relative des espèces et des formes typiques ne s'accorde pas avec l'hypothèse de Darwin. En effet si les différences de type dérivent de l'accumulation de petites variations, on doit admettre que pour faire de grosses différences de type, comme celles qui se rencontrent dans la classe des Mammifères, il faut beaucoup plus de stades intermédiaires, beaucoup plus de variations, que pour engendrer les différences plus petites que nous trouvons dans la classe des Oiseaux. En d'autres termes la classe des Mammifères devrait être beaucoup plus riche en formes variées que celle des Oiseaux. C'est juste le contraire, il y a incomparablement plus d'espèces d'Oiseaux que de Mammifères. De sorte que la riche formation d'espèces dans une forme principale monotone semble être la contre-partie de la faible formation d'espèces dans une forme principale riche en modifications. Ces deux choses s'excluent au lieu de s'appeler mutuellement, comme cela devrait arriver d'après la théorie de Darwin.

BIBLIOGRAPHIE

CUVIER (G.). — *Le Règne animal*, t. I, 1817.
— *Recherches sur les ossements fossiles*, t. IV.
BLAINVILLE (H.-M.). DUCROTAY DE. — *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire, etc.* Paris, 1839-52.
GEOFFROY-SAINT-HILAIRE (IS.). — *Histoire naturelle générale des Règnes organiques*. Paris, 1854-1860.
GODRON. — *De l'Espèce*. Paris, 1859.
CONTEJEAN (CH.). — *Des Classifications et des Méthodes*. Revue des Cours scientifiques. t. VI, 1868-69.
HUXLEY (T.-H.). — *De la place de l'Homme dans la Nature*. Paris, J.-B. Baillière, 1868.
BROCA (P.). — *Sur le transformisme*. Bullet. Soc. Anthr. Paris, t. V, 1870.
AGASSIZ (L.). — *De l'Espèce et de la Classification en Zoologie*. Trad. franç. Paris, 1869.
WOODWARD (S. P.). — *Manuel de Conchyliologie*. Paris, 1870.
QUATREFAGES, DE. — *Introduction à l'étude des races humaines*. Paris.
RAFFAELE (F.). — *Il concetto di specie in Biologia*. Scientia, 1907, vol. I.
OSBORN (H. F.). — *The Age of Mammals*. New-York, 1910.
BOULE (M.). — *Annales de paléontologie*. T. V. 1910.
GIUFFRIDA-RUGGERI (V.). — *Revue d'Anthropologie* in Scientia, 1910, vol. I, p. 190-196.
SCHNEIDER (K.-C.). — *Einführung in die Deszendenztheorie*, 2e aufl. Iena, 1911.
GIUFFRIDA-RUGGERI (V.). — *L'Uomo como specie collettiva*. Napoli, 1912.
BATESON (W.). — *Problems of genetic*. London, 1913.
BOULE (M.). — *L'Homme fossile de la Chapelle aux Saints*. Ann. paléontol., t. VI, 1911, VII, 1912 et VIII, 1913.
PLATE (L.). — *Prinzipien der Systemat. mit besonderer Berüks. d. Systems der Tiere*. Abstammungs. System. (Kultur der Gegenwart). Berlin, 1914.
SYMINGTON (J.). — *Endocranial casts and brain form. A criticism*. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 50. 1916.
D'ARCY, W. THOMPSON — *On Growth and Form*. Cambridge, 1917.
SERGI (G.). — *L'origine e l'evoluzione della vita*. Torino, 1920.
BOULE (M.). — *Les Hommes fossiles*. Paris, 1921.

Article III. — Développement paléontologique

Le développement paléontologique a une importance capitale dans les questions qui nous occupent. Pour l'étudier convenablement, il faudrait lui consacrer beaucoup de place, mais ce n'est pas indispensable parce que ce travail a été en grande partie fait ailleurs. Ceux que la question intéresse trouveront dans ma Morphologie des Vertébrés (1911), de nombreux tableaux mettant en évidence le développement de ces animaux. Les publications faites depuis ont naturellement fourni beaucoup de données nouvelles, mais, s'il y aurait lieu d'apporter quelques améliorations et quelques corrections dans certains détails de ces schémas, leur fond n'en est point modifié et les conclusions générales qui en furent tirées alors, restent les mêmes. La preuve en est dans la similitude de forme presque parfaite que présentent les deux arbres de l'évolution des Mammifères dans Osborn (1921 p. 217) et dans la Morphologie (p. 664). J'ai donc simplement résumé ici cette dernière en ajoutant quelques idées générales développées par Dacqué dans sa conférence publiée à l'occasion du centenaire de Lamarck et qui sont une précieuse confirmation des vues soutenues dans la Morphologie. Enfin le livre de Sergi « l'Origine e l'evoluzione della vita » conclut aussi dans le même sens, comme on le verra par les citations qui en sont faites plus loin.

Les premières données recueillies par la Paléontologie parurent d'abord favorables à l'idée d'une évolution graduelle telle que la conçoit le transformisme. Comme on ne trouvait pas de Vertébrés dans les plus anciennes couches fossilifères et que l'on voyait apparaître successivement les Poissons, les Amphibiens, les Reptiles et les Mammifères, il semblait naturel de conclure que ces différentes classes étaient sorties les unes des autres, d'autant plus que l'on ne considérait guère alors leur morphologie, si différente et si discontinue (voy. p. 624), mais seulement leur supériorité fonctionnelle relative. Le faible développement organique et la puissance médiocre des Amphibiens et des Reptiles actuels portaient à considérer les groupes auxquels ils appartiennent comme des formes inférieures, arrêtées sur la voie qui conduit aux Mammifères. Depuis on s'est aperçu que ces prétendus groupes transitionnels ne sont point comme les formes larvaires des Mammifères ou des Oiseaux, mais bien des types puissants, autonomes, qui ont fourni, chacun à son heure, une faune vertébrale magnifique, qui ont une histoire propre et leur fin en eux-mêmes, puisqu'il ne peut plus être ques-

tion de rattacher les Mammifères et les Oiseaux aux types supérieurs des Amphibiens et des Reptiles secondaires. Les Stégocéphales, les Dinosauriens, les Théromorphes, les grands Reptiles aquatiques (Plésiosaures, Ichthyosaures, Mosasaures), les Crocodiliens et les Ptérosauriens, ont offert un développement dont les Sauriens et les Serpents de nos jours ne donnent qu'une bien faible idée.

L'histoire paléontologique des autres groupes montre de même que leur développement ressemble bien peu à celui qui avait été un moment imaginé d'après la doctrine transformiste.

Dans le Précambrien on trouve des Protozoaires (Radiolaires), qui ne diffèrent pas essentiellement des formes actuelles (Dacqué). Dès le Cambrien inférieur on trouve en outre des Crustacés, des Vers, des Brachiopodes, des Mollusques, des Échinodermes, des Cœlentérés, en un mot tous les troncs du règne animal, sauf les Vertébrés. Les représentants de ces troncs ne sont pas des formes mixtes, à peine différenciées, et qui pourraient être regardées comme les formes primitives d'où sortiront ultérieurement classes et ordres, mais ces premiers êtres appartiennent déjà à l'une ou à l'autre des subdivisions de leur phylum et ne sont aucunement les aïeux de ces subdivisions spéciales. Ainsi les Crustacés sont déjà séparés en Entomostracés, Branchiopodes, Trilobites ; les Mollusques en Lamellibranches, Gastéropodes, Céphalopodes ; les Brachiopodes en articulés et inarticulés, les Cœlentérés en Éponges, Coraux, Hydrozoaires. Il ne peut donc être question qu'avec ces vieux représentants de la faune cambrienne on soit plus près de la racine théorique du phylum initial de la vie, qu'avec les classes et les ordres actuels. Si l'on veut trouver les prétendues formes primitives, il faut donc remonter plus haut que le Précambrien.

Mais alors se dresse un obstacle qui semble interdire à la paléontologie tout espoir de nous éclairer jamais sur les origines de la vie, c'est la transformation profonde qu'ont subie les couches sédimentaires anciennes, transformation qui a changé à la fois leurs caractères stratigraphiques et minéralogiques (métamorphisme) et qui a fait disparaître toute trace des corps organisés qu'elles renfermaient. Dans ces conditions les premiers fossiles cambriens représenteraient simplement un monde vivant déjà très vieux et qui ne peut nous donner aucune idée de celui qui l'a précédé dans les commencements des formations sédimentaires. Le métamorphisme n'est d'ailleurs pas exclusivement limité aux couches anciennes, il affecte aussi des formations plus récentes et par suite il contribue, avec l'érosion, à faire disparaître un grand nombre de formes ayant vécu.

Mais si l'on ne peut méconnaître les lacunes des archives géolo-

giques, il ne faut pas cependant négliger ce qu'elles laissent reconnaître, et ce qu'elles nous révèlent sur le développement des Vertébrés est particulièrement intéressant. En effet ceux-ci apparaissent seulement dans le Silurien supérieur avec quelques formes ichthyennes aberrantes, mais les Poissons vrais se montrent en abondance dès le Dévonien inférieur et sont dès ce moment déjà représentés par les trois sous-classes des Élasmobranches, des Téléostomes et des Dipneustes. Il est bien possible que les formes primitives des Poissons nous échappent, parce qu'elles étaient placées dans des couches profondes disparues par érosion ou transformées par le métamorphisme, mais il est difficile de le prétendre pour les Amphibiens et les premiers Reptiles qui se montrent seulement dans le Carbonifère, c'est-à-dire après la longue période dévonienne si riche en débris de Poissons. C'est encore plus improbable pour les Mammifères placentaires qui se montrent brusquement, en quantité considérable, à la base des terrains tertiaires, alors qu'on en trouve seulement de rares représentants dans les couches jurassiques et crétacées qui ont fourni cependant une faune reptilienne si riche. Enfin l'Homme lui-même, si tard venu dans les temps géologiques, est encore un exemple de l'apparition brusque d'une forme bien distincte dans le cours de périodes abondamment pourvues de débris organiques de toute sorte et qui devraient nous avoir conservé quelques restes de ces prédécesseurs supposés. Par conséquent le mode d'apparition des différentes formes concorde trop bien dans les divers groupes de Vertébrés pour qu'on puisse douter qu'il représente assez exactement, dans ses grandes lignes tout au moins, l'ordre et les conditions morphologiques dans lesquels ces animaux se sont succédé. Or les notions tirées de son étude ne confirment aucunement l'idée d'un développement graduel, régulièrement déployé à partir de formes primitives peu compliquées et passant aux espèces supérieures par des transitions insensibles, comme on se plaît à l'imaginer.

Un premier trait caractéristique de l'évolution des Vertébrés, c'est que leurs classes apparaissent avec tous leurs traits essentiels permettant de les distinguer parfaitement, et non sous l'aspect de formes de transition vers des Invertébrés s'il s'agit des Poissons ou vers des Vertébrés inférieurs pour les classes plus élevées. Les premiers Vertébrés connus se rencontrent dans le Silurien supérieur et sont représentés par des formes singulières (Ostracodermes, Antiarchi), voisines sans doute des Poissons, mais trop différentes des diverses sous-classes de ces derniers pour que l'on puisse les rapprocher d'aucune d'entre elles. Cependant quelque énigmatiques que soient encore certaines de ces formes, il ne peut être question de les rattacher à aucun type d'Invertébré, pas plus

que d'en faire des formes initiales, des types synthétiques ou généralisés. Ce sont des êtres très isolés, au moins jusqu'ici, mais cet isolement étonnera moins après ce qui a été dit page 648, et se montrera au contraire comme confirmatif des idées développées dans ce passage. Les premiers Poissons représentés dès le Dévonien inférieur par des exemplaires complets sont des Poissons incontestables et n'offrent point la moindre transition vers des formes inférieures, ni vers les schémas imaginés par les embryologistes. Leur appareil branchial, s'il présente chez certains d'entre eux un nombre d'arcs un peu supérieur à celui de la majorité des Poissons actuels, ne ressemble en rien à celui de l'Amphioxus. Leur bouche est semblable à celle que l'on trouve aujourd'hui et n'est point un paléostome ; les yeux pinéaux lorsqu'il en existe une trace (trou pinéal) étaient déjà impairs et médians et n'offraient point la position latérale exigée par certaines théories du développement du système nerveux. Les rapports des régions (tête, tronc, queue) étaient les mêmes qu'aujourd'hui et rien n'autorise à croire à la présence d'un intestin post-anal.

De même les premiers Amphibiens étaient des Tétrapodes à membres chiridiens typiques ne présentant aucune trace de la structure des membres des Poissons. Les premiers Reptiles sont souvent considérés comme plus ou moins continus avec les Amphibiens, mais cela d'après des caractères ostéologiques seulement, et empruntés à des squelettes incomplets. Il est fort probable que les caractères architecturaux (présence du cou et division de la cavité viscérale) les distinguaient déjà nettement des Amphibiens comme ils le font aujourd'hui. Enfin le premier Mammifère connu (Trias) est représenté par une mandibule portant des dents de Mammifère et constituée par une seule pièce osseuse, contrairement à ce qu'elle est chez tous les autres Vertébrés.

Les principales divisions de chaque classe s'ébauchent de très bonne heure et sont complètement séparées les unes des autres dès les premiers temps. Ainsi les Poissons présentent dès le début du Dévonien leurs trois groupes, Élasmobranches, Téléostomes et Dipneustes, qui se continuent jusqu'à nos jours. La classe des Amphibiens est représentée dès le milieu du Carbonifère par les trois ordres des Lépospondyliens, Temnospondyliens et Stéréospondyliens, qui se montrent simultanément et ne peuvent par conséquent être dérivés les uns des autres.

Les Reptiles se montrent pour la première fois à la fin de l'ère carbonifère, représentés par la sous-classe des Prosauriens (ordre des Microsauriens). Ceux-ci paraissent constituer le tronc initial de la classe, mais on observe bientôt à côté d'eux des animaux très spécialisés et de grande

taille, les Proreptiles du Permien, puis les Théromorphes qui commencent à apparaître à la même époque, et dès la période suivante, le Trias, huit sous-classes sur onze que comptent les Reptiles, existent déjà ou ont existé, et une neuvième celle des Ptérosauriens est près d'apparaître.

Pour les Oiseaux, laissant de côté l'Archaeopteryx qui peut être pris pour l'ancêtre de tous les Néornithes ou seulement comme un parent de cet ancêtre, on peut signaler que beaucoup de groupes parfaitement distincts existent déjà côte à côte à la fin du Crétacé (Gruiformes, Charadriiformes, Ciconiiformes, Anseriformes).

Quant aux Mammifères qui paraissent être représentés pendant longtemps par un petit nombre de formes, il faut remarquer que si, au lieu d'examiner leur classe en bloc, on envisage à part le groupe des Placentaires, celui-ci rentre bien dans le cas général, étant représenté au début des temps tertiaires par une série de formes contemporaines, telles que les Condylarthrés, les Créodontes, les Amblypodes, les Tillodontes, les Ganodontes et que les différents ordres actuels sont déjà distincts dans l'Oligocène.

Ainsi l'arbre généologique qui représente l'origine des classes dans l'embranchement des Vertébrés n'est point constitué par un tronc unique (forme primitive) n'émettant des branches (formes secondaires ou classes diverses) qu'à partir d'une certaine hauteur, mais bien par un buisson plus ou moins touffu dont les maîtresses branches naissent au ras du sol sans qu'il soit possible de voir le tronc commun ou la racine d'où on voudrait les faire naître.

Les formes « générales fondamentales primitives », comme disait Haeckel, les Protovertébrés, Prosélaciens, Protamphibiens, Protamniotes, Promammaliens, n'ont jamais existé que dans son imagination. Les organismes anciens n'eussent-ils vécu même qu'un seul jour, devaient être adaptés à toutes les conditions de la vie, comme ceux d'aujourd'hui. Mers et continents anciens n'étaient pas peuplés de schémas (Koken) et *toujours des formes adaptées, spécialisées, ont été le support de l'évolution réelle* (Dacqué (1), p. 178).

Il n'y a pas de formes primitives réunissant les caractères de plusieurs classes, comme on l'avait cru à un moment donné lorsqu'on imagina les types collectifs. Le crâne stégocéphale, les dents à ivoire plissé, l'armure dermique des Amphibiens paléozoïques ne leur viennent pas directement des Crossoptérygiens, mais sont le résultat d'une adaptation convergente (Dacqué). Des formes généralisées se rencontrent

(1) Souligné par l'auteur.

seulement dans les classes, comme sources d'un certain nombre d'ordres, mais elles ne représentent pas à elles seules toute la classe qui comprend toujours à côté d'elles d'autres types distincts. En outre les formes généralisées si largement admises il y a trente ans, telles que les Condylarthrés, source des Ongulés, les Créodontes, origine des Carnassiers, les Pachylémuriens, souche des Primates, ont un peu perdu de leur première vertu. Les Condylarthrés semblent former un groupe spécial qui s'éteint de très bonne heure sans descendance. On ne parle plus des Pachylémuriens. Quant aux Créodontes, ils conservent mieux leur rang de forme initiale, mais la manière dont les différents auteurs comprennent leur évolution comporte de si grandes discordances que l'on est bien loin de l'idée schématique du début.

Les ordres, comme les classes, apparaissent à peu près en même temps, les uns à côté des autres, et lors même qu'ils semblent dériver de formes généralisées, leur développement ne se fait point d'habitude lentement, à petits coups et par une longue suite de formes intermédiaires, mais pour ainsi dire brusquement. Les Chiroptères, les Cétacés, les Siréniens se reconnaissent dès le début comme tels et leurs espèces les plus anciennes ont déjà tous les caractères fondamentaux de leurs groupes (orientation des membres, topographie, etc., etc.).

Les arbres généalogiques des ordres ont donc aussi la forme buissonnante, qui d'ailleurs se retrouve dans toutes les divisions de la systématique. La représentation la plus exacte de l'histoire et du développement des classes, des ordres, des familles, des genres, des grandes espèces même, est toujours donnée par des rameaux parallèles que l'on suit plus ou moins loin dans la série des âges, et dont les liaisons avec un tronc commun sont très rarement établies. Et cela n'est pas vrai pour les Vertébrés seulement, mais pour le développement du règne animal tout entier à partir du Cambrien, comme l'a bien montré Dacqué. De cette époque à nos jours les formes se rapprochent des nôtres d'une manière générale, mais dans le détail il y a bien des faits à remarquer. Des groupes sont remplacés par plus simples ou d'autres plus compliqués sans que les plus simples soient pour cela les plus anciens. Pour que l'on ait bien l'impression d'un arbre phylogénétique il faudrait que les formes se succèdent dans le temps d'une manière régulière. Depuis cinquante ans la paléontologie s'est efforcée de dresser cet arbre, mais elle n'est pas arrivée aux résultats que l'on attendait dans le sens de la descendance. *Jamais encore on n'a pu méthodiquement et sans faute ramener à une origine commune deux types ou deux groupes plus grands* (1) (Dacqué, p. 174). Très rarement seulement on a pu

(1) Non souligné dans le texte.

suivre un genre pas à pas et sans artifice dans un genre postérieur, et cependant dans ce cas il ne s'agit point de deux êtres essentiellement différents dans leur organisation, mais de formes voisines dont l'organisation reste dans la même ligne.

En suivant les âges il semble que chaque type a eu un précurseur, que chaque groupe se relie aux voisins, car on peut toujours trouver cela avec quelque bonne volonté. Mais lorsqu'on cherche plus sérieusement, et sans négliger aucun élément d'information comme on le fait trop souvent, alors ces simples liaison s'évanouissent et ces arbres phylogénétiques apparents se résolvent en éléments non reconductibles les uns aux autres. Deux auteurs ne font jamais le même arbre, et le plus souvent là où la théorie voudrait une liaison celle-ci est interrompue, obscure et doit être construite (Dacqué p. 175).

Au lieu du développement principalement sinon exclusivement monophylétique tel que le concevait Haeckel, on a le plus souvent à faire à un développement polyphylétique, comme l'a si nettement montré Depéret pour les Mammifères, et Dacqué admet que la même forme peut être acquise de diverses manières et en partant de diverses origines. Pour lui des lignes de descendance tout à fait différentes peuvent se rapprocher dans leur forme jusqu'à être tenues pour des genres, familles, ordres, classes uniques (p. 183). Des types nouveaux parce que toujours spécialisés, ont dû naître par saut, l'existence de ceux-ci, due à une transformation importante dans la vie embryonnaire, n'est certainement pas plus étonnante que la métamorphose d'un Insecte (p. 179).

Sergi s'est livré de son côté à une vaste enquête sur les résultats acquis par la paléontologie et en a tiré les conséquences suivantes : L'apparition des formes n'a pas suivi le chemin théorique voulu par les évolutionnistes. Dans le Cambrien tous les Invertébrés marins ont apparu et tous les types apparus dans la période paléozoïque se conservent encore pour la plupart « n'ayant changé que par quelque caractère qui les distingue en tant qu'espèces vivantes et n'ont jamais subi de transformation en d'autres types différents et nouveaux (1921 p. 71). »

Les formes intermédiaires entre les différents Vertébrés font défaut et chaque type de ces derniers est apparu brusquement avec des espèces nombreuses et variées. « *De formes différenciées quelles qu'elles soient, simples ou complexes, d'autres formes différentes ne peuvent naître par transformation typique* (ibid. p. 73). »

Sergi n'admet pas cependant une création subite des types. Il pense que la substance vivante s'est formée dans les mers dont les eaux contiennent tous les éléments physico-chimiques propres à créer la substance

colloïdale telle qu'elle se trouve dans les différents protoplasmes vivants. De petites masses, amorphes au début, se sont constituées directement en formes cellulaires et en formes pluricellulaires sans que les secondes aient dû passer par l'état des premières. La formation des types issus de ces formes uni ou pluricellulaires suppose des processus analogues à ceux que l'on connaît en embryologie, suivis de processus larvaires et qui ont exigé un temps extrêmement long, des millions d'années. Mais chaque type est formé indépendamment des autres et n'a pas de progéniteurs, chacun étant une formation directe à partir de la substance collodiale amorphe. Aucun ne change donc pour devenir un type nouveau et autre, mais reste inchangé tant qu'il vit (ibid. p. 73).

« *Les changements d'un type animal ou végétal se produisent dans les limites de ce type même* qui ne se transforme pas (ibid. p. 74). »

L'unité biologique ne se manifeste que dans les fonctions élémentaires et principales de la vie. Les organes de ces fonctions doivent avoir nécessairement des structures communes, mais on ne peut pas fonder sur elles la phylogénie comme ont cru devoir le faire l'embryologie et l'anatomie comparées.

Si la biologie révèle l'unité de la vie au point de vue fonctionnel, en ce qui concerne la morphologie, elle révèle de toute évidence l'origine multiple et polyphylétique (ibid. p. 77).

Ces affirmations ne manqueront pas de soulever des critiques, et l'on a déjà fait remarquer qu'elles cadrent bien mal avec la manière de voir des paléontologistes qui, en grande majorité, admettent la continuité des formes. Mais la divergence entre ces deux conceptions est plus apparente que réelle. Les paléontologistes ont en vue surtout les séries phylétiques qu'ils forment avec tant de peines et qui offrent pour la plupart beaucoup de vraisemblance. Mais ces séries sont toujours courtes et se rapportent à des genres, à des familles tout au plus, et ce sont les seules sur lesquelles on se mette à peu près d'accord ; dès que l'on cherche les liaisons entre types ou grands groupes les discordances sont telles qu'elles montrent clairement l'impossibilité de semblables rapprochements. Toute la querelle porte donc sur l'étendue des changements. Les uns concluent de la possibilité de changements dans l'intérieur d'un type à celle de changements entre types. Les autres, plus circonspects, distinguent soigneusement entre les deux choses. Je crois qu'ils ont raison (voy. p. 692).

BIBLIOGRAPHIE

ZITTEL (C.). — *Traité de Paléontologie.* Tr. fr. par Ch. Barrois. Paléozoologie, t. III et IV, 1893-94.
WOODWARD (SM.-A.). — *Outlines of Vertebrate Paleontology* etc. Cambridge, 1898.
DEPÉRET (C.). — *Les transformations du règne animal.* Paris, 1907.
OSBORN (H.-F.). — *The age of Mammals.* New-York, 1910.
ZITTEL (C.). — *Grandzüge der Palaeontologie,* 2 Bd. Neu bearbeitet von Broili, Koken, Schlosser, 1911.
VIALLETON (L.). — *Éléments de Morphologie des Vertébrés,* IIIe partie et IVe partie, chap. II, Paris, 1911.
DACQUÉ (E.). — *Palaeontologie, Systematick, und Descendenzslehre,* in Abstammungslehre... Iena, 1911.
ABEL (O.). — *Grundüze der Palaeobiologie der Wirbelthiere.* Stuttgart, 1912.
— *Die Vorzeitlichen Säugetiere.* Iena, 1914.
LULL (R.-S.). — *Organic evolution.* New-York, 1917.
DEPÉRET (C.) et ROMAN (F.). — *Le Felsinotherium Serresi.* Arch. du Mus. d'Hist. Nat. de Lyon, 1920.
BOULE (M.). — *Mammifères fossiles de Tarija.* Le Soudier, Paris, 1920.
SERGI (G.). — *L'origine e l'evoluzione della vita.* Torino, 1920.
OSBORN (H.-F.). — *L'origine et l'évolution de la vie.* Edit. franç., 1921.
SERGI (G.). — *Come la paleontologia rivela l'origine......* Scientia 1921, t. I.

Article IV. — Les catégories de la systématique et les types. — Conclusions

1° Valeur et signification des catégories de la systématique.

Après les développements donnés plus haut, il est facile de discuter la valeur et la signification des catégories de la systématique. On s'est demandé souvent si ces catégories avaient une existence réelle, objective, ou si elles ne répondaient qu'à des arrangements idéaux comme ceux que l'on emploie pour classer les productions de l'esprit ou de l'activité humaine. Beaucoup d'auteurs se sont prononcés pour cette dernière manière de voir. Ils se sont efforcés, en outre, de montrer qu'il n'y avait pas de limites tranchées entre les diverses catégories de la systématique, que les difficultés rencontrées pour séparer les espèces les unes des autres s'observent aussi pour tous les degrés de classifications. En un mot il y aurait continuité ininterrompue entre toutes les formes, et leur séparation apparente résulterait simplement de la disparition de termes intermédiaires ayant existé à un moment donné.

Cette manière de voir repose sur une confusion entre la valeur des différentes catégories, sur une mauvaise compréhension de ce qu'il faut entendre par les caractères, et sur l'abus des caractères nus dans l'appréciation des affinités. En réalité les cadres des classifications ont une base naturelle solide, ils répondent à des propriétés des êtres vivants qui ont frappé les observateurs depuis qu'il y a une science et qui ont été, il y a peu d'années, exprimées d'une manière très frappante. Heincke (1898) remarque en effet que les individus, innombrables et divers de formes, sont inégalement différents ; que le degré comme la nature de cette diversité permettent de les réunir en de nombreux groupes d'ordre ascendant qui sont aussi nettement séparés entre eux que les individus. Il ajoute que le genre, l'espèce, la famille et tous les groupes systématiques d'ordre supérieur sont aussi réels que les individus, et que cette subdivision du monde vivant doit être une nécessité organique, une condition de la vie elle-même.

L. Agassiz a donné il y a longtemps un exemple qui permet de bien se rendre compte de la nécessité de cette systématisation des êtres, lorsqu'il a fait remarquer que tout animal, fût-il seul de son espèce, est à la fois le représentant de toutes les principales catégories systématiques et le porteur de caractères spécifiques, génériques, de famille, de classe et d'embranchement. Il possède en effet un plan de structure

(embranchement) réalisé d'une certaine façon (classe) ; comme il est seul, et que les caractères d'ordres sont tirés par AGASSIZ du perfectionnement relatif des êtres d'une même classe, il ne peut pas former un ordre, mais il représente évidemment une famille par sa forme générale, un genre par quelque caractère anatomique spécial peu important, et enfin il constitue une espèce, reconnaissable par ses traits spéciaux de couleur, d'ornementation, etc.

Une étude attentive des fondements sur lesquels reposent les diverses catégories de la systématique fera mieux ressortir encore leur réalité et leur valeur relative. A la première réflexion on s'aperçoit qu'elles ne sont point toutes fondées sur le même critérium, mais qu'au contraire elles forment deux groupes bien distincts: Le premier, qui va de l'embranchement aux grands ordre inclus, est basé uniquement sur les diverses modalités de l'organisation des êtres. Le second, qui va des sous-ordres ou des familles aux espèces, est au contraire fondé plus particulièrement sur la forme. Entre ces deux groupes il y a une différence essentielle. Le premier renferme des types qui diffèrent entre eux par leur nature même, parce que chacun d'eux résulte d'un développement propre des ébauches du phylum, et que par conséquent il n'est pas simplement le perfectionnement ou la réduction des types voisins, mais quelque chose d'autre. Le second au contraire renferme des catégories toutes de même nature et dont les différents termes ne se distinguent que par des détails accessoires en plus ou en moins, ou par leur forme.

Les types du premier groupe sont les *types d'organisation ;* ceux du second les *types formels* que l'on pourrait aussi appeler *types spécifiques* pour indiquer qu'ils ne sont que des espèces d'un modèle d'organisation donné, mais le sens trop restreint qu'a pris le mot espèce dans la nomenclature actuelle doit faire rejeter cette expression à cause des confusions qu'elle ferait naître.

L'opposition faite ici entre la forme et l'organisation paraîtra peut-être critiquable, car la première semble étroitement dépendante de la seconde. Une brève révision des caractères des deux sortes de types montrera qu'elle est très justifiée.

Types d'organisation. Le type le plus compréhensif de cette catégorie est l'embranchement. Les caractères essentiels de ce dernier sont donnés par le mode d'accroissement des feuillets embryonnaires et par l'architecture qui en résulte (voy. p. 617). Sans doute les propriétés des tissus entrent aussi en ligne de compte, et les tissus d'un Arthropode ou d'un Mollusque ne sont pas ceux d'un Vertébré, mais ces tissus varient eux-mêmes dans chaque division de l'embranchement, tandis que l'archi-

tecture ne change point, qu'elle reste toujours absolument la même et constitue le seul caractère général de l'embranchement, caractère très précis d'ailleurs, malgré sa généralité, à cause de la différence qui sépare cette architecture de celle des autres embranchements. La forme, dans l'embranchement, ne se manifeste que dans ce qui concerne la superposition des appareils, et ne peut être représentée que sur des coupes transversales ou longitudinales qui permettent de saisir cette superposition, mais rien qu'elle. Aussi ne peut-on imaginer le contour d'un Mollusque, d'un Échinoderme, d'un Arthropode, ni d'un Vertébré, et si l'on essaye de le tracer, on sera conduit à représenter non plus le type général lui-même, mais une de ses diverses modalités. Cela ne veut pas dire que l'embranchement soit une pure abstraction, bien loin de là. Le plan d'organisation qui le caractérise est une formule analogue aux formules stéréochimiques qui permettent de comprendre la constitution et les relations réciproques des corps ; mais, moins abstrait que ces dernières qui ne s'observent jamais en dehors des corps eux-mêmes, le modèle de l'embranchement s'observe dans les embryons, lorsque ceux-ci commencent à édifier la structure qui doit caractériser leur type phylétique.

Nous avons vu comment l'embryon est constitué chez les Vertébrés. Les feuillets groupés autour de la chorde dorsale commencent leur double accroissement en dessus et en dessous de celle-ci et leurs différenciations majeures (névraxe et protovertèbres) sont déjà faites. Le corps est polarisé, grâce à la différenciation précoce de l'ébauche nerveuse en partie cérébrale et partie médullaire, et il possède une extrémité céphalique et une extrémité caudale ; les arcs viscéraux ne tardent pas à apparaître et ils sont bientôt suivis par les ébauches des membres. C'est l'évolution divergente des arcs viscéraux et des membres qui va conduire à la différenciation des sous-embranchements et des classes, et cette différenciation s'effectue suivant l'ordre d'apparition de ces organes ou si l'on préfère suivant leur situation de plus en plus périphérique. Les organes centraux : névraxe, protovertèbres, chorde, subissent relativement moins de changements et restent plus semblables dans tout l'embranchement, au moins pour ce qui regarde leur situation relative et leur topographie. Les arcs viscéraux et surtout les ébauches des membres changent beaucoup. Les premiers se développent en appareil respiratoire chez les Ichthyopsidés ou disparaissent dans les parois latérales du cou, néoformé, chez les Amniotes. En même temps la cavité viscérale prend un développement différent dans ces deux groupes, son cloisonnement particulier et la distribution des viscères en des compartiments différents, aussi bien que la constitution du squelette du tronc par les cein-

tures seules ou par les ceintures et les côtes, ou encore par les côtes seules et par le bassin, sont les principaux traits de l'organisation des classes, et ces caractères s'accompagnent de propriétés histologiques particulières pour chacune de ces dernières. Mais pas plus que l'embranchement, la classe ne peut être caractérisée par sa forme, parce que ses traits sont tous tirés d'organes centraux et qu'ils n'empruntent rien aux organes périphériques comme les ébauches des membres, qui donneront plus tard, par leur spécialisation et les corrélations qu'elle entraîne, les types secondaires de chaque classe (ordres). Ces ébauches sont encore en effet à l'état indifférent et susceptibles de prendre les dispositions les plus variées, de manière à donner par exemple l'aile de la Chauve-Souris, la nageoire du Dauphin, la patte du Lion ou du Cheval, le bras et la main de l'Homme, lorsque l'organisation de tous ces types est déjà fixée et répond à celle de la classe des Mammifères.

Dans les ordres l'organisation de la classe se précise justement en ce qui regarde les appareils de relation, de locomotion surtout, qui s'adaptent à une fonction générale, déterminée pour chaque ordre, et qui se spécialisent pour l'exercice de cette fonction. C'est ainsi que le membre antérieur d'un Carnivore, destiné à la fois à la marche et à la capture des proies, deviendra une patte comprenant toujours plusieurs doigts, libres sur la plus grande partie de leur longueur et terminés par des griffes ; que le membre antérieur des Cétacés deviendra toujours une nageoire, celui des Chiroptères toujours une aile et ainsi de suite. Mais il peut y avoir bien des formes d'ailes, de pattes ou de nageoires et c'est pourquoi l'ordre, pas plus que les divisions précédentes, n'est encore caractérisé par une forme déterminée et constante. Pour le définir, il faut avant tout faire appel à son organisation, c'est-à-dire à des caractères généraux portant sur les grands appareils, sur la denture ou sur les membres, étroitement correlatés au type ordinal et enfin sur les propriétés humorales et sur les propriétés histologiques le plus souvent cachées, mais qui se manifestent aussi à l'extérieur dans les qualités de la peau ou de la fourrure.

Types formels. — Au delà des ordres l'organisation n'entre plus en ligne de compte pour l'établissement des catégories systématiques, car les divers représentants de celles-ci ont tous une organisation identique qui est celle de l'ordre lui-même. En revanche ils diffèrent nettement entre eux par des caractères distinctifs multiples, mais dont le principal est *la forme.* Il ne s'agit point, sous le nom de forme, du simple contour apparent, superficiellement tracé, de l'animal, mais bien du dessin exact de ce dernier, dépouillé de tous les ornements ou des déguisements qu'il pourrait tenir de productions tégumentaires exhubérantes,

précisé par la connaissance parfaite de l'orientation des membres et des angles que font entre eux leurs divers segments, par la forme et la position des orifices naturels, en un mot par l'étude complète de l'organisation sous-jacente à cette forme. Ainsi définie la forme est véritablement un élément de premier ordre dans l'appréciation de la nature d'un animal, elle est à l'abri de toute erreur dépendant d'une simple convergence comme celle qui avait fait réunir sous le nom commun de Sauriens des êtres aussi différents que les Lézards et les Crocodiles. Elle mérite d'autant plus de jouer un rôle capital dans la définition des êtres, qu'elle limite les potentialités de ces derniers, qu'elle indique déja d'une manière assez nette leur genre de vie et la place qu'ils peuvent occuper dans la nature. C'est pourquoi les types formels sont représentés par les formes générales appelées sous ordres ou grandes familles. Ces formes sont en effet les modalités-types que peut revêtir une organisation déterminée pour s'adapter aux diverses fonctions ou aux places différentes qu'elle peut occuper dans la nature. Les variétés que comportent ces dernières font que les types formels sont à leur tour divisibles en les catégories secondaires qui font suite aux sous ordres ou aux grandes familles. Le plus souvent ces subdivisions s'observent toutes et se suivent conformément à l'ordre indiqué plus haut. D'autre fois le type formel ne comporte pas de variations suffisantes pour permettre de constituer ces groupes secondaires, comme c'est le cas pour l'Homme (voy. p. 645).

Les subdivisions des types formels ne présentent point entre elles l'opposition que montrent les types d'organisation. Comprenant toutes des êtres de même nature elles répondent simplement à des différences quantitatives, ou bien à des détails de parties périphériques et accessoires dont la production est réalisée par la nature avec une exubérance et une prodigalité qui échappent à notre compréhension, comme l'a fait remarquer Cuvier (voy. p. 638).

2° Origine des types.

La question de l'origine des types ne peut évidemment pas être tranchée à l'heure actuelle. Il importe toutefois de mettre en garde contre la confusion résultant de ce que l'on n'a pas suffisamment distingué l'opposition qui existe entre les catégories appartenant aux types d'organisation et celles qui dépendent des types formels.

Les premières ne peuvent prendre naissance que par un développement spécial, effectué dans l'œuf dès les premières phases de l'onto-

genèse (voy. p. 557) et qui exclut absolument les procédés du développement phylogénétique admis dans le transformisme.

Les secondes, au contraire, comportent la possibilité d'un développement de cette nature. Certains types formels très accusés et très isolés ont sans doute pris naissance indépendamment de leurs plus proches voisins par un développement reporté aux premières phases de l'ontogenèse, comme les ordres. Mais d'autres, moins tranchés, et les subdivisions secondaires des uns des autres, doivent leur origine à des transformations moins profondes et dépendant des circonstances et du fonctionnement, comme on l'a imaginé indûment pour toutes les catégories de la systématique. Cependant il ne faudrait par croire que leur différenciation se soit faite suivant les schémas si souvent reproduits dans les arbres généalogiques. Les séries phylétiques parallèles si souvent décrites dans les ordres montrent au contraire que la descendance s'effectue seulement suivant certaines lignes déterminées, qui ne s'entre-croisent ni ne se confondent, mais restent au contraire séparées jusqu'au bout et sont aussi distinctes le plus souvent à leur origine. C'est exactement l'opposé du transformisme classique qui représentait toujours des arbres généalogiques ramifiés où des rameaux partaient d'un tronc commun pour se dichotomiser plus ou moins régulièrement par la suite. Les formes communes imaginées dans la bifurcation du tronc ou des principaux rameaux ne se rencontrent jamais ; elles n'ont d'ailleurs été conçues que d'après des organes considérés à part, qui se trouvent coïncider plus ou moins dans des formes différentes sans que l'on sache exactement pourquoi et qui sont d'ailleurs les seuls à présenter cette ressemblance, tandis que le reste de l'animal est tout différent.

Un type formel n'est que très rarement représenté par une forme unique. Il est en effet soumis, comme tous les corps, aux influences extérieures de tous ordres et en reçoit forcément une empreinte plus ou moins marquée. De là diverses variétés qui apparaissent à côté du type dans d'autres aires géographiques; ou, à sa suite, dans d'autres couches géologiques. Mais ces variétés ne dépassent jamais les limites du type originel pour se confondre avec d'autres types. Les influences extérieures sont modificatrices, elles ne sont pas créatrices de types nouveaux. Du moins paraît-il en être ainsi si l'on examine avec soin les choses et si l'on ne s'en rapporte pas seulement à quelques parties.

Au fur et à mesure que l'on voit apparaître des formes nouvelles dans les couches géologiques, elles ne sont pas représentées par des types mixtes, incertains, impossibles à faire rentrer dans les cadres rigoureux d'une classification, mais bien par des types nets, possédant tous les caractères essen-

tiels de leur organisation et de leur forme, et que l'on ne peut souvent appeler primitifs que par une interprétation abusive. Il suffit pour le montrer de rappeler que les premiers Amphibiens ou les premiers Reptiles connus, loin d'être aussi primitifs que les représentants actuels de ces classes, sont au contraire puissamment développés et certainement supérieurs aux actuels. SERGI pense que lors de l'apparition des types, ceux-ci ne sont pas représentés par une première forme se dédoublant secondairement, par un couple unique dont les descendants se différencieraient rapidement par la suite, mais plutôt par une véritable nichée de formes multiples divergentes. Il y a certainement du vrai dans cette opinion ; il est bien probable que ces nichées répondent aux termes initiaux des séries phylétiques parallèles si souvent rappelées ici et dont on ne peut réunir les rameaux à leur base.

La recherche de ces séries, telle qu'elle est poursuivie en France par DEPÉRET (1907-1920), aboutira à mieux nous faire comprendre ce qu'il faut entendre par types formels, et à débrouiller le chaos qu'un transformisme grossier a mis à la place des distinctions et de l'ordre que les lois morphologiques imposent à la distribution et à l'évolution des êtres vivants.

En attendant elle a déjà amplement montré cette séparation des types formels, et elle doit faire penser que s'il y a des distinctions si tranchées entre les formes d'un même groupe, les écarts doivent être bien plus grands encore entre les types d'organisation et devenir tels qu'ils sont pratiquement infranchissables. C'est ce que nous avons montré pour les différentes formes des membres. Il est impossible de passer de l'une à l'autre en partant d'un membre achevé, par conséquent en utilisant l'adaptation à la suite de l'usage. Et cette impossibilité est encore confirmée si nous examinons les différences profondes de l'anatomie viscérale, remontant toutes à une période très précoce du développement de l'embryon.

Les transformistes ont envisagé les possibilités des transformations d'une manière un peu trop simpliste. Pour les membres par exemple, ils ne sont guère occupés que de la forme de l'autopode, de celle des doigts et des adaptations auxquelles elles peuvent faire penser, laissant de côté le reste du membre, sa ceinture, son orientation. Un exemple très significatif de cette tendance est fourni par l'Archaeopteryx et par les fonctions inadmissibles que l'on a voulu attribuer à ses mains sans tenir le moindre compte de ce que leur impose leur fonctionnement comme segments terminaux de l'aile (voy. p. 224).

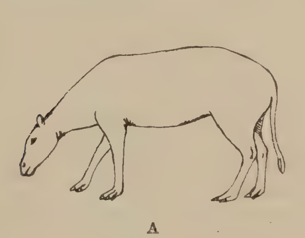
Les caractères opposés des deux ordres de catégories systématiques, c'est-à-dire l'organisation d'une part, la forme de l'autre, attestent, autant que la manière dont ces caractères se manifestent dans le déve-

loppement paléontologique et dans l'ontogenèse, la réalité indiscutable et la profonde valeur de ces divisions. Les caractères d'organisation apparaissent d'abord chez l'embryon sous la forme la plus générale, celle de l'embranchement ; puis, par des développements divergents des principales ébauches de ce type, se distinguent les catégories suivantes (sous-embranchements, classes, ordres). Les détails donnés plus haut à propos des Vertébrés ont fait voir que leurs différents types d'organisation ne sont point la simple continuation les uns des autres. La première ébauche du corps du Vertébré le plus simple a une organisation propre dont le plan ne doit rien à celle des autres embranchements. Celle des Amniotes n'est pas le simple développement progressif de l'ébauche des Anamniotes, mais quelque chose de différent, obtenu par une autre évolution des matériaux qui lui étaient primitivement communs avec ces derniers, et ainsi de suite. Et si l'on se rappelle les différences profondes qui existent dans l'anatomie viscérale de ces deux sous-embranchements, dans les rapports de leur squelette avec les parois molles du corps, dans le cloisonnement du cœlome, etc., on ne peut douter que ces types d'organisation ne répondent bien à des réalités anatomiques des mieux fondées. Ce ne sont point des coupures arbitraires faites sur la considération d'un seul organe mis abusivement en relief, comme celle des Agnathes et des Gnathostomes, pour l'ensemble des Vertébrés ou celle des Ornithodelphes, Didelphes et Monodelphes pour les Mammifères. Ce ne sont pas non plus des groupements tardifs d'animaux réunis d'après des ressemblances acquises par une sorte de convergence à la fin d'une longue évolution, comme ce serait le cas si l'idée de SACHS (p. 614) était admise et si, conformément à sa manière de voir, les divisions systématiques ne s'accusaient que peu à peu. En effet les plus compréhensifs de ces groupes, les embranchements, ne deviennent pas plus nets et plus faciles à reconnaître après qu'un grand laps de temps s'est écoulé à la suite de leur première apparition et qu'un grand nombre de formes ont apparu. Ils sont au contraire manifestes dès le début aussi bien en paléontologie qu'en ontogénie, et les premiers fossiles connus appartiennent à des embranchements aussi caractérisés que les premières formes embryonnaires, dès le moment où elles se préparent à édifier la structure de leur espèce.

Il en est de même des types formels. Ceux-ci apparaissent de très bonne heure avec les ordres qui leur fournissent leur organisation, et les premiers types formels réalisés sont aussi compliqués que les derniers. L'opinion contraire repose sur une fausse interprétation des choses, et les premiers Plagiostomes connus, par exemple, sont par *l'ensemble de leur structure* aussi développés que ceux de nos jours. Certains de leurs organes con-

sidérés isolément sont sans doute moins parfaits que leurs correspondants actuels, mais la différence est minime ; elle ne porte que sur une adaptation moins exacte à une fonction spéciale, et ne touche en rien au fond de la structure de ces organes qui est le même dans les deux cas. On n'a pas assez pris garde à l'influence fâcheuse qu'a eue, dans l'interprétation des rapports réciproques des êtres, la vieille conception sans cesse renaissante de l'échelle animale. Cette conception prend toujours pour guide le développement d'une seule ou d'un petit nombre de parties et c'est ainsi que l'on a fait tant de séries évolutives, en apparence plausibles, mais qui ne le sont pas plus en réalité que celles de DE BLAINVILLE ou de CUVIER rapportées précédemment pages 648 et 650.

Ontogéniquement les types formels se distinguent, chez les Mammifères par exemple, dès que les ébauches des membres ont infléchi leur développement propre de manière à donner des pattes, des nageoires, des ailes, et dès lors la forme spécifique s'indique avec une telle netteté, une précision si grande, qu'elle permet de reconnaître les genres et les espèces, comme l'a indiqué autrefois AGASSIZ (voy. page 569, bien avant que les caractères zoologiques sur lesquels ces catégories sont fondées (dents, griffes, appendices tégumentaires) se soient développés.



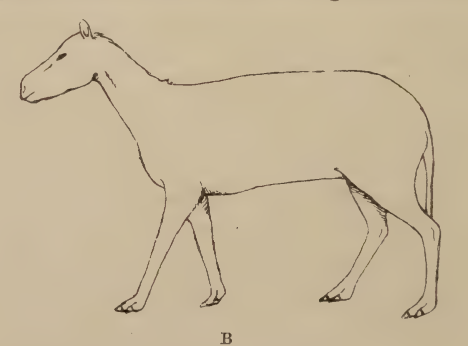


FIG. 270. — *Deux stades successifs de l'évolution des Equidés.*
A, *Eohippus* (Éocène inférieur) ; — B, *Mesohippus* (Oligocène moyen), d'après LULL.

Il en est de même en paléontologie. *Eohippus* de l'Éocène inférieur, *Mesohippus* de l'Oligocène, malgré leurs pieds à plusieurs doigts, se reconnaissent aisément par la gracilité et la hauteur de leurs membres, si différents de ceux des autres Périssodactyles, par la forme de leur tête et celle de leur corps, pour des représentants de la famille des Équidés. De même le Proboscidien de l'Oligocène d'Égypte *Mœritherium* (fig. 235) a déjà l'allure et la rectigradie d'un Éléphant, bien qu'il en diffère profondément par sa denture.

Cette précocité des types d'organisation et des types formels indique une propriété essentielle des êtres vivants, celle de posséder dès leur

apparition une constitution morphologique comportant une certaine complication d'organisation et une forme déterminée. L'idée contraire qui consiste à admettre pour eux un point de départ très simple est une pure hypothèse que les faits ne vérifient pas et qui est fondée sur une appréciation inexacte de l'influence exercée sur ces corps par les actions extérieures. Que cette influence existe et produise des effets certains, c'est indubitable ; mais ces effets, s'ils peuvent entraîner la formation d'espèces ou de genres nouveaux, ne peuvent pas changer les types formels, et surtout le type d'organisation auxquels ceux-ci appartiennent. Les observations anciennes et les données paléontologiques récentes sont très nettes dans ce sens.

La longue étude d'Is. Geoffroy-Saint-Hilaire, poursuivie dans des conditions très favorables, a nettement montré que les changements observés ne peuvent dépasser les limites des familles. On n'en a pas tenu compte parce qu'au moment où elle fut publiée, toute une série de données nouvelles en faveur du transformisme absorbaient l'attention et rejetaient dans l'oubli tout ce qui leur était contraire. C'était le moment où la théorie de la Gastraea et les premiers tableaux phylogénétiques de Haeckel apportaient comme base aux spéculations morphologiques du transformisme, des types concrets qui leur avaient un peu manqué au début (voyez Vialleton, un Problème de l'Évolution, p. 55). Les schémas embryologiques de Haeckel, qui ne pouvaient guère être contrôlés alors, vu l'état où se trouvaient les connaissances embryologiques, entraînèrent certainement les hésitants, et je ne puis m'empêcher de penser qu'ils furent pour beaucoup dans l'adhésion complète de Broca au transformisme alors que, dans la discussion sur cette théorie à la Société d'Anthropologie, il avait fait des réserves très nettes dans le même sens qu'Is. Geoffroy-Saint-Hilaire sur le pouvoir limité de l'action des milieux. Aujourd'hui que l'on sait mieux à quel degré incroyable Haeckel a schématisé, on peut revenir à une appréciation plus exacte des choses, et les anciennes données d'Is. Geoffroy reprennent toute leur valeur.

De même les observations paléontologiques ne permettent plus la conception simpliste de l'évolution qui régna à un moment donné. L'anatomie actuelle se refuse à considérer un Ichthyosaure comme un être moitié Lézard par son crâne et par ses nageoires, moitié Poisson par ses vertèbres biconcaves, et on demande autre chose que les contours d'une vertèbre ou d'un os pour juger de la nature de l'être à qui ils appartenaient. D'autre part les nombreux rameaux phylétiques reconstitués par les paléontologistes, et qui s'élèvent parallèlement à travers les couches géologiques, sans pouvoir être réunis à leur

base, montrent bien que les formes initiales communes tant de fois imaginées ne se rencontrent jamais, pas plus pour les familles, où elles sembleraient cependant plus vraisemblables, à première vue du moins, que pour les ordres et a fortiori pour les catégories plus élevées de la systématique. On peut donc admettre que les types formels apparaissent brusquement comme premiers représentants d'un type d'organisation donné. Ils se modifient par la suite et donnent des séries de générations successives qui vont en se diversifiant peu à peu de manière à produire un nombre parfois très grand de formes secondaires. Il n'est pas douteux non plus que beaucoup de ces modifications résultent de l'action des milieux et du conflit perpétuel des circonstances, conformément aux vues transformistes. Mais il paraît clair aussi que les facteurs indiqués par Lamarck et par Darwin auraient été absolument impuissants à donner le monde vivant tel que nous le connaissons avec les types d'organisation si divers qu'il comporte. C'est d'ailleurs un fait acquis à l'heure actuelle et il est peu de biologistes qui croient aujourd'hui à l'efficacité suffisante des causes invoquées par les fondateurs du transformisme. On est donc obligé de faire appel à autre chose que l'on croit trouver pour le moment dans les mutations. Celles-ci sont en réalité la négation même des théories transformistes, mais avant de le montrer, il faut dire en quelques mots ce qu'elles sont.

Mutations. — L'idée de mutation a été lancée par de Vries à la suite de ses expériences sur *Œnothera Lamarckiana* qui lui ont montré l'apparition brusque de formes nouvelles se continuant telles quelles pendant plusieurs générations. Il est impossible d'entrer ici dans l'exposé des discussions auxquelles cette question a donné lieu. L'essentiel pour notre objet est de rappeler que le pouvoir des mutations est, autant qu'on le sait jusqu'à aujourd'hui, assez limité et ne paraît pouvoir donner que des changements de faible valeur systématique. Dans une note récente à l'Académie des Sciences (1919), Blaringhem, l'un des auteurs qui ont le plus étudié les mutations, rappelait que *Capsella Viguieri*, nouvelle espèce née en 1910 d'une plante unique qui a fourni depuis de nombreux descendants, se conserve parfaitement depuis douze générations et que « cette mutation typique fournit le meilleur exemple actuellement connu de naissance brusque d'une espèce. » Cependant E. L. Bouvier avait émis dès 1905 l'hypothèse que certaines Crevettes d'eau douce indopacifiques devaient donner naissance par mutation à des genres immédiatement supérieurs, et il a eu la bonne fortune de pouvoir vérifier cette hypothèse en 1919. Les femelles d'*Ortmannia Allaudi* produisent à la fois des individus de leur espèce et d'autres moins nombreux d'*Atya*

serrata comme l'a vu BORDAGE. De plus *Caridinia Edwarsi* (genre inférieur aux deux précédents) donne à la fois son espèce et *Ortmannia Edwarsi* (BOUVIER). Ces variations qui sont indépendantes du sexe, des saisons et de l'habitat, suivent la direction même de la lignée, et transforment d'un seul coup le type générique qui les subit, ce sont des *mutations évolutives* ou *polymorphoses* (E.-L. BOUVIER).

CONCLUSIONS

Il est temps maintenant d'essayer de résumer les conclusions de cette longue étude. Les constatations positives de mutations assez étendues ont une grande importance. Elles montrent qu'il n'est pas besoin pour passer d'une forme à une autre de réaliser ces intermédiaires insensibles chers aux transformistes de l'ancienne école, et que par conséquent les transitions si souvent signalées entre organes d'espèces diverses n'ont pas forcément la signification qu'on a voulu leur donner. D'un autre côté, elles ne nous apportent encore aucun éclaircissement sur la formation des types d'organisation, puisqu'elles ne concernent que des catégories inférieures de la systématique.

Bien avant la théorie des mutations, un embryologiste célèbre, KOELLIKER, a cependant envisagé la possibilité de changements assez considérables pour conduire d'une classe à une autre. Il imaginait qu'un embryon d'Amphibien, par exemple, aurait pu se transformer dans l'œuf, au cours du développement, en un embryon de Reptile. C'est ce qu'il a appelé l'*hétérogenèse.* A première vue un tel changement ne paraît pas impossible et il semble qu'un accroissement plus précoce et plus puissant de l'épisome, entraînant l'enroulement de l'embryon et la formation d'une courbure nuchale, si importante dans l'atrophie des arcs viscéraux et dans la genèse du cou, pourrait être le *primum movens* de cette transformation. Mais à la réflexion il devient évident que pour que de tels changements puissent se produire, il aurait fallu suspendre la grande loi biologique de l'hérédité, fondée sur une observation séculaire, corroborée, depuis près d'un demi-siècle, par des expériences innombrables et très démonstratives. Toutes ces expériences ont abouti à montrer l'impossibilité de modifier le développement de l'embryon de manière à donner une forme nouvelle. Quelle que soit l'idée que l'on professe au sujet de l'hérédité, il reste un fait certain : c'est qu'un être n'engendre jamais que des êtres lui ressemblant de très près, ou, si l'on veut, appartenant au même type formel. Les écarts entre descendants et parents sont certainement possibles, les observations anciennes recueillies par

Is. Geoffroy-Saint-Hilaire et les cas de mutation rapportés plus haut montrent que ces écarts peuvent être de la valeur d'un genre, peut être d'une famille au sens restreint de ce terme, ils n'atteignent sûrement pas la valeur de la distance qui sépare deux types d'organisation comme deux ordres, même voisins.

Admettons cependant que des mutations considérables, comme celles qu'il aurait fallu à l'origine des ordres, aient pu se produire à certains moments de l'histoire du globe, par exemple à ces époques où l'on voit une classe, à peine représentée jusque-là par quelques rares formes, s'épanouir en une floraison rapide de types divers. Nous serions cependant bien loin, avec elles, du transformisme classique.

Celui-ci n'était pas seulement l'affirmation de transformations indéfinies, mais l'explication scientifique de ces transformations. C'était une théorie en apparence bien fondée, et qui donnait un déterminisme précis pour les transformations invoquées. Il n'en est pas de même avec les mutations, et rien n'explique leur apparition soudaine ni leur appropriation remarquable aux conditions du milieu, à moins de voir en elles le résultat de l'action d'une force intérieure des organismes, capable de pressentir les besoins nouveaux auxquels ils vont avoir à faire face et d'y répondre par des arrangements convenables. Les formes nouvelles dont la paléontologie nous montre tant d'exemples ne sont en effet ni des productions hétéroclites, ni des mosaïques baroques de caractères juxtaposés sans ordre, mais des mécanismes parfaitement coordonnés et équilibrés. Ceux-ci s'expliquaient aisément lorsqu'on pouvait les considérer comme obtenus lentement, graduellement par l'effet de l'usage et de la sélection naturelle qui régularisait les résultats partiels obtenus et les dirigeait sans cesse dans un sens défini, par une adaptation de plus en plus parfaite à cet usage nouveau. Mais attribuer des propriétés aussi merveilleuses à des mutations soudaines qui, d'emblée, sans le frottement de parties plus ou moins bien adaptées à leur rôle, sans la transmission régulière des propriétés acquises, arriveraient cependant à des résultats aussi parfaits, est évidemment impossible.

Il n'en serait plus de même si, à l'exemple de certains auteurs, on rattachait le développement des êtres vivants à l'action d'une *psyché formative* expliquant la façon logique dont les organes se développent dans toutes les espèces, la nature raisonnable de leur constitution et de leurs fonctions, la façon judicieuse dont s'accomplit le développement qui varie selon les exigences imposées par le milieu, comme l'a indiqué pour le système nerveux C. U. Ariens Kappers, (1920). Une telle manière de voir, qui ne s'oppose point d'ailleurs à un certain monisme, n'a évidemment aucun rapport avec le transformisme, bien qu'elle

ne soit point entièrement étrangère à la pensée de LAMARCK, dont la conception de la vie et de l'évolution est si profondément psychologique, comme l'a fait remarquer E.-S. RUSSELL dans son livre si suggestif et si rempli d'intérêt (1916, p. 219). Mais malgré ce rapprochement avec certaines des idées, assez confuses d'ailleurs, de l'auteur de la philosophie zoologique, ces considérations sont trop suspectes de vitalisme pour n'être pas énergiquement repoussées par les transformistes mécanistes de l'heure actuelle, et c'est pour cela qu'il faut très soigneusement distinguer la théorie des mutations de celle du transformisme. Aussi, bien que les partisans de cette dernière doctrine n'aient jamais négligé d'enregistrer au profit de leur thèse même les adhésions à un développement évolutif qui se réclamaient cependant de doctrines philosophiques tout à fait opposées, il paraît utile de bien distinguer les choses et d'insister sur l'inconvénient de réunir sous un même vocable des conceptions qui s'excluent en réalité. Pour cela nous essaierons d'abord de préciser, autant que possible, la valeur qu'il convient d'attacher à l'idée d'évolution. Nous verrons ensuite si les faits permettent d'admettre cette dernière, dans le sens du moins que lui a donné le transformisme classique et mécaniste.

Si les doctrines transformistes ont beaucoup contribué à répandre l'idée d'évolution qui a littéralement envahi tous les domaines de l'activité humaine, il faut reconnaître qu'en retour la connaissance du développement historique de l'humanité est pour beaucoup dans l'engoûment du public cultivé pour le transformisme. L'évolution des sociétés humaines, des mœurs, des arts, des industries, est si évidente qu'elle a invinciblement accoutumé les esprits à l'idée de la possibilité de changements pour ainsi dire illimités. Mais cette évolution n'est pas absolument comparable à l'évolution des êtres organisés. Reposant sur la tradition, sur la transmission parfaite des acquisitions antérieures, faites dans l'ordre théorique aussi bien que dans l'ordre pratique, l'évolution sociale ne postule pas nécessairement une évolution organique parallèle de l'Homme. Rien ne prouve que les cerveaux humains se soient modifiés en même temps que se perfectionnaient les sciences et les arts. La grande capacité cranienne des premiers Hommes fossiles, le précoce développement d'un art très pur dès l'époque paléolithique, le magnifique développement intellectuel des philosophes grecs, réalisé cependant dans des conditions bien inférieures à celles dans lesquelles s'effectuerait le développement cérébral depuis des siècles, portent à croire qu'aussi bien au point de vue de la masse qu'à celui de la puissance le cerveau de nos ancêtres n'avait rien à envier au nôtre. Mais celui-ci a l'avantage de se servir d'instruments

de plus en plus parfaits; il peut donc produire avec les mêmes moyens des résultats de plus en plus importants. Ce n'est pas tant l'Homme qui évolue, mais son héritage qui s'accroît sans cesse.

Cependant la puissance de cette évolution ne doit pas nous faire illusion sur la grandeur réelle de l'évolution organique, ni sur son développément régulier, graduel et continu. Le concept d'évolution qui est si clair et si légitime lorsqu'il s'agit du développement historique de l'Homme le devient bien moins lorsqu'on passe à l'évolution du monde organisé. Dans celui-ci, en effet, l'évolution ne repose pas sur le développement continu et régulier de formes de plus en plus compliquées. Les premiers Reptiles ne sont pas les descendants des Amphibiens compliqués qui existaient avant eux, pas plus que les Mammifères tertiaires ne le sont des Dinosauriens ou des hauts Reptiles du secondaire. Et il en est ainsi pour le développement des organes. Comme l'a indiqué Kleinenberg il y a longtemps (voy. Morphologie des Vertébrés, p. 700), le développement organique s'effectue bien plus souvent par substitution d'organes nouveaux aux anciens organes devenus insuffisants, que par une complication ou un différenciation nouvelle de ces derniers. Il en est de même pour le développement phylétique. Ce n'est point une même vague de vie qui s'est continuée à travers les âges géologiques, acquérant à chacun d'eux une force et des propriétés nouvelles, mais bien une série de vagues différentes, parties de divers points, qui ont présenté chacune une puissance et une complexité très variables et se sont brisées ou épuisées à différents niveaux.

Une vue d'ensemble de tous ces mouvements donne bien l'impression du développement régulier de certaines fonctions. Ainsi la mobilité et l'intelligence ont pris une place de plus en plus importante dans la vie (Gaudry, 1896), et les facultés psychiques, intellectuelles, artistiques, affectives, sont arrivées avec l'Homme à un développement extraordinaire (Houssay, 1920). Mais le plus souvent les étapes d'un développement quelconque ne se trouvent point réunies dans une même série établie sur de solides bases anatomiques, zoologiques et paléontologiques. Elles sont au contraire disséminées dans des séries plus ou moins voisines les unes des autres, parfois même très différentes, où notre pensée va les chercher pour en faire la synthèse. Les séries anatomiques même bien construites ne sont pas forcément généalogiques, comme le prouvent celles qu'avaient dressées, pour les Carnivores, de Blainville et Cuvier (p. 648 et 650). D'un autre côté les séries phylétiques des paléontologistes, auxquelles on peut accorder une certaine confiance au point de vue généalogique, sont courtes et limitées à

un petit nombre de formes voisines, ou, si elles sont longues comme celles des Équidés, elles comprennent exclusivement des représentants d'un type formel si parfaitement déterminé et si séparé des autres, qu'il est désormais pour ainsi dire soustrait au développement général. De toute façon l'idée de développement graduel et continu est insoutenable, et son caractère purement subjectif apparaît de plus en plus. Mais ce n'est pas tout. Faute d'une échelle soigneusement étudiée, on s'est beaucoup exagéré l'étendue des transformations possibles et l'on a perdu de vue les bornes que la nature leur a posées elle-même.

L'évolution organique est pour ainsi dire nulle dans un embranchement ou dans une classe, tant les divers appareils sont strictement liés à l'architecture générale et à la constitution histologique et humorale de ces types d'organisation. Sans doute il est facile d'imaginer une hiérarchie entre les différents représentants d'une même classe, mais il serait absolument erroné de penser qu'elle ait le moindre rapport avec leur âge géologique relatif et leur situation dans les cadres de la classification, c'est-à-dire qu'elle témoigne de leur descendance régulière. Les Lézards sont incontestablement moins parfaits, plus primitifs suivant l'interprétation commune, que les Dinosauriens, cependant ils ont apparu après eux et leur ont survécu longtemps sans se développer davantage. On a montré page 625 qu'un Monotrème était aussi parfaitement Mammifère qu'un Homme et le magnifique développement cérébral de ce dernier ne le fait pas sortir de cette classe. C'est dire suffisamment la différence qu'il y a entre le développement spécial d'un système organique considéré à part et le changement du type d'organisation, qui serait tout autre chose et exigerait un remaniement de tout l'ensemble.

On admet souvent que les êtres vivants ont subi des changements très importants, qu'ils ont accompli une évolution considérable depuis leur première apparition jusqu'à nos jours. Ce serait vrai si l'on pouvait réellement suivre les embranchements depuis une forme très simple voisine d'une gastrula, comme l'enseigne le transformisme. Mais on a déjà vu à maintes reprises que c'était là une pure hypothèse. En réalité les embranchements montrent dès leurs premiers représentants tous leurs caractères essentiels, et les modifications qu'ils subissent sont infiniment peu de chose à côté de celles qu'il leur aurait fallu réaliser pour passer de la forme gastruléenne ancestrale aux premiers types formels sous lesquels on peut les reconnaître. Les modifications apportées au type Poisson, par exemple, depuis sa première apparition sont, relativement à l'organisation et à la structure interne, à peine appréciables. Les représentants actuels de ce groupe ne sont pas plus richement développés,

c'est-à-dire munis d'appareils plus compliqués, doués d'une plus grande puissance, que les anciens Crossoptérygiens, Plagiostomes, Dipneustes ou Arthrodères. Il en est exactement de même pour les Reptiles, et, sauf pour ce qui regarde l'intelligence, pour les Mammifères actuels comparés à ceux de la fin de l'Éocène. Il y a donc beaucoup moins évolution qu'on n'est porté à le croire, et le mot diversification peindrait certainement mieux les choses, parce qu'il ne conduirait pas forcément à l'idée de la nécessité absolue de changements constants et d'une importance en quelque sorte illimitée pourvu que le temps leur soit accordé.

En réalité si l'on tient compte, comme on le doit, des types formels plutôt que de leurs variations secondaires constituant les espèces infiniment trop multipliées par les systématistes, les êtres vivants se montrent comme des formes organiques durables, dont beaucoup ont une existence presque aussi longue que la période de floraison de la classe à laquelle elles appartiennent. Que l'on se rappelle à ce propos la formation précoce des divers ordres de Mammifères dans l'Éocène et le fait qu'à partir de l'Oligocène il n'apparaît plus d'ordres nouveaux, mais seulement des familles (OSBORN, 1910, p. 178).

Il y a donc, dans l'appréciation de l'évolution réellement effectuée, une imprécision très grande et une surestimation de sa valeur, résultant de l'idée, très anthropomorphique, que les commencements de toute chose sont toujours très humbles et peuvent conduire cependant à des résultats très compliqués et très élevés. Encore une fois ce n'est pas le tableau que nous présente la nature. On ne voit point dans les âges géologiques une multiplication graduelle et lente des types d'organisation. On ne trouve pas tout d'abord des êtres unicellulaires, puis des colonies cellulaires simples, ensuite des Cœlentérés, etc. Au contraire L. AGASSIZ a fait remarquer depuis longtemps (1859) que dès les premiers fossiles connus on trouve côte à côte des représentants de tous les embranchements, sauf des Vertébrés, ce qui semble prouver que le monde vivant a été, dès son origine, composé de types divers, parfaitement distincts les uns des autres, se partageant les fonctions et les places disponibles à la surface du globe.

Frappés de cette contradiction si flagrante entre les résultats de l'observation paléontologique et ceux que l'on devrait rencontrer si le transformisme était vrai, plusieurs biologistes ont prétendu que les principales étapes de l'évolution s'étaient effectuées bien avant l'époque cambrienne, dans les couches aujourd'hui transformées par le métamorphisme, et que la paléontologie ne nous montrait que les dernières manifestations, très réduites, d'un processus ayant déjà épuisé la plus grande partie de son pouvoir. L'importance du métamorphisme

n'est pas niable, pas plus que celle des lacunes des archives géologiques. Mais comme l'a remarqué Depéret (1907), on a évidemment abusé de ces dernières. De plus, l'évolution des Vertébrés s'est faite pour ainsi dire sous nos yeux, puisqu'elle commence après les premières couches fossilifères. Or tout ce que nous en savons — et c'est beaucoup pour les groupes supérieurs au moins — confirme absolument les vues rapportées ci-dessus. Cette évolution n'a pas commencé par des formes vraiment simples pour passer à de plus compliquées; les types d'organisation qu'elle comporte se sont toujours montrés d'emblée avec leurs caractères essentiels. L'évolution réelle, géologiquement constatée entre le premier et le dernier représentant d'un type d'organisation, est donc en somme peu de chose et ne permet point de croire à la toute-puissance des transformations.

Une autre illusion transformiste réside dans l'idée singulière que l'on se fait de l'adaptation et de son pouvoir. Il faudrait d'abord distinguer l'adaptation de l'adaptabilité. L'adaptation c'est l'accord entre la forme et la fonction, entre l'être et le milieu ou les circonstances dans lesquels il doit vivre. Cet accord est parfois admirablement réalisé jusque dans les moindres détails. D'autres fois il est moins parfait, mais il existe toujours dans une certaine mesure, sans quoi un être ne saurait exister. C'est là une constatation élémentaire qui aurait dû faire réfléchir à la différence que l'on devrait faire entre l'adaptation et l'adaptabilité. En effet si l'adaptation existe, rien ne prouve qu'elle se soit réalisée peu à peu par la mise en jeu de l'adaptabilité. Au contraire, tout être que nous voyons apparaître pour la première fois dans une couche géologique est déjà adapté puisqu'il appartient toujours à un type formel précis et qui dure. Son adaptation peut être générale ou particulière, elle n'en existe pas moins, toujours suffisante pour permettre son existence et le maintien de celle-ci. Elle pourrait souvent être un peu différente de ce qu'elle est et l'être y gagnerait beaucoup, mais elle ne paraît pas cependant se modifier pour obtenir cet avantage. Les bras trop courts des Phoques les servent très mal pour leur permettre de se hisser rapidement sur les glaçons et d'échapper ainsi aux poursuites de leur redoutable ennemi, l'Orque. Il y aurait tout avantage à ce qu'ils fussent plus longs et moins empêtrés, mais cependant les efforts qu'ils font depuis bien des générations pour remplir cette fonction n'ont changé ni leurs proportions ni leur mobilité.

Il ne serait pas difficile de citer d'autres exemples d'adaptation imparfaite, contredisant par conséquent l'idée courante d'adaptabilité. D'ailleurs toute une école s'efforce actuellement de prouver que les adaptations ne sont point ce que l'on a dit, qu'elles sont sou-

vent imaginaires. Il faut éviter de tomber dans l'une comme dans l'autre de ces exagérations. L'adaptation existe, tout animal possède en naissant les organes et les instincts qu'il lui faut pour vivre, et, utilisant les uns et les autres conformément à leur nature, il s'en sert efficacement, sans tâtonner et sans les essayer à d'autres emplois. Un herbivore ne tente pas de se nourrir de chair, ni un carnivore de matières végétales, et tous les deux meurent de faim devant des aliments inaccoutumés, qui, ingérés, pourraint cependant soutenir momentanément leur existence. Tous les êtres vivants, à quelque groupe qu'ils appartiennent, ont une destinée réglée par leur organisation et à laquelle ils ne peuvent se soustraire. Les changements susceptibles d'y être apportés sont restreints et limités par leur nature même.

Ceci n'est point un retour à l'idée de la fixité des espèces qui n'est plus soutenable. L'espèce ne peut plus être considérée comme une forme nécessaire, irrévocablement maintenue avec le même aspect, contre les effets des actions extérieures. Il n'est aucun corps à la surface du globe qui jouisse d'une semblable immunité vis-à-vis de ces dernières. L'erreur est d'avoir pensé que les actions capables de modifier des détails de la forme l'étaient aussi de changer l'organisation et de conduire ainsi à la formation de types nouveaux aux dépens de types plus anciens. Rien ne permet d'accorder aux milieux un semblable pouvoir. Dans l'intérieur d'un type formel de nombreuses modifications sont possibles, et c'est là ce qui donne naissance à ces multitudes d'espèces ou de genres que l'on rencontre dans certains ordres. Mais de semblables transformations ne se produisent pas nécessairement et toujours. Il est des types qui ne se prêtent pas à cette diversification (voy. p. 663) et cela suffit pour montrer l'importance de la constitution organique et son indépendance vis-à-vis des actions extérieures exercées sur elle. Cette indépendance n'est pas absolue, il s'en faut de beaucoup, mais elle existe puisqu'elle s'oppose à des modifications qui s'exercent aisément dans d'autres cas et il faut en tenir compte.

Cependant, même dans des types bien différenciés, des modifications organiques ou psychiques sont possibles. Les recherches récentes ont montré que les habitudes des Insectes, par exemple, n'avaient pas cette immuabilité absolue que l'on avait imaginée tout d'abord. E.-L. Bouvier (1921) pense que les instincts n'ont pas apparu tels quels, n'offrent pas cet automatisme que l'on croit, mais sont perfectibles et évoluent. Mais, ajoute-t-il, les actes intelligents n'interviennent que peu dans l'activité des Insectes, celle-ci est basée presque exclusivement sur l'automatisme qui en règle le détail et en assure l'agencement. Les industries sont réglées par l'instinct, l'intelligence n'intervient que pour parer à

l'imprévu, elle est en quelque sorte un accident dans la vie de l'Insecte. C'est définir très justement, semble-t-il, la part de l'adaptabilité. Ces modifications des habitudes comme celles de la forme ne sont que des accidents apportés au type formel. Celui-ci a apparu avec un certain degré d'adaptation organique et psychique aux conditions dans lesquelles il était placé et qui suffit la plupart du temps. Mais il peut survenir des difficultés qui réclament un effort nouveau, et cet effort s'accompagnera forcément de quelques changements de l'être, qui en favoriseront l'accomplissement.

De semblables changements sont indubitables, mais on n'a pas pu malheureusement mesurer exactement l'étendue des changements possibles, et c'est ce qui a ouvert la porte aux interprétations les plus hardies et les plus erronées. La formule célèbre « la fonction crée l'organe » est une de celles-là. Comme on ne peut concevoir une fonction sans un organe pour l'exécuter, il est clair que la fonction ne peut créer l'organe. Organe et fonction apparaissent simultanément. Ils sont l'un et l'autre dans des rapports déterminés et précis. Ces rapports peuvent évidemment changer de valeur soit dans le cours de la vie, soit au moment d'une génération nouvelle, mais ils ne peuvent le faire que d'une manière peu marquée, en réalisant quelque degré en plus ou en moins ; ils ne peuvent présenter des modifications telles qu'elles exigeraient une constitution tout autre. D'une manière générale on ne s'est pas assez préoccupé des possibilités ou des impossibilités de certaines transformations. C'est pour cela que l'on voit imaginer tant de développements absolument irréalisables. Lorsque Houssay (1911) par exemple essaye de faire sortir un Poisson primitif d'une Planaire en imaginant que celle-ci, s'efforçant de nager en pleine eau avec une certaine vitesse, arriverait à prendre la forme d'un ovoïde à gros bout antérieur muni de lames appendiculaires disposées comme les nageoires primitives des Poissons, il oublie que cet animal n'est point comparable au petit sac de baudruche contenant de la vaseline, employé dans ses expériences et qui, tiré dans un bac rempli d'eau, prenait cette forme. D'abord la Planaire ne nage guère en pleine eau, elle rampe à la surface en s'appuyant sur la couche limite du liquide ou sur le fond et sur les corps immergés. Les trajets qu'elle effectue au milieu du liquide sont insignifiants, peut-être même nuls, car, pour regagner le fond après avoir nagé à la surface, elle se laisse le plus souvent tomber en se contractant en boule, si elle ne trouve pas de plantes ou d'autres corps pouvant lui servir de chemin de retour. Elle n'a en effet comme organes moteurs que des cils vibratiles. Il faudrait pour la faire progresser à la vitesse nécessaire pour engendrer les plis latéraux, origine des nageoires, une force

assez considérable, représentée dans les expériences d'Houssay par les poids tirant sur le fil auquel ses modèles étaient attachés. En outre la Planaire n'est pas un corps homogène comme les modèles étudiés ; elle comprend des tissus divers, des organes qui ont une consistance différente et qui auraient opposé à ces déformations des résistances variables dont on ne peut prévoir les conséquences.

L'adaptabilité, dont on a joué sans mesure, a besoin avant tout d'être vérifiée, et l'expérience commune lui est peu favorable, comme le montrent chaque jour les difficultés d'un réel acclimatement. D'ailleurs la notion de l'insuffisance de l'adaptabilité prend de plus en plus pied en Zoologie. Elle a conduit à l'idée de la *préadaptation* bien développée par Cuénot. Cet auteur fait remarquer (1921, p. 450-51), que les espèces qui peuplent les places vides de la nature n'auraient pas pu le faire si elles n'avaient pas été d'abord adaptées aux conditions de celles-ci. Seule cette adaptation préalable leur a permis de passer à travers les mailles du filtre qui arrête toutes celles qui ne la possèdent pas. Il n'y a pas de lien causal entre l'adaptation suffisante à un milieu et les conditions de ce milieu dit Cuénot. Cette affirmation me semble être la condamnation sans appel du principe même du transformisme, bien que l'auteur se réclame encore de ce dernier. En tous cas, pour lui, les formes animales se présentent avec une organisation et une forme qui leur permettent de vivre dans des conditions déterminées ; si ces conditions se rencontrent sur leur chemin, elles peuvent vivre et prospérer, dans le cas contraire elles sont destinées à périr.

Les préadaptations se font dans la période embryonnaire, et l'ontogenèse de chaque être n'est que la préadaptation à un fonctionnement particulier d'un type général d'organisation tel qu'un ordre. Cette ontogenèse commence toujours, comme on l'a vu, par un modèle très général et non par une forme rappelant une autre forme plus simple ayant vécu antérieurement. En effet les premiers stades de l'embryon (stades cellulaire, morulaire, gastrulaire) n'ont qu'une signification biologique générale, ils sont en rapport avec la loi de constitution cellulaire des corps vivants et pas du tout avec des ancêtres déterminés. Au contraire les premières traces de la formation du corps de l'adulte dans cet embryon révèlent un plan morphologique qui, par le développement différent des mêmes ébauches, va se diversifiant en types d'organisation subordonnés les uns aux autres, mais qui restent toujours généraux jusqu'au moment où, dans le plus spécialisé d'entre eux, l'ordre, la forme spécifique s'établit d'emblée avec ses caractères de forme parfaitement reconnaissables et sans passer par des formes préalables répondant à aucun type formel différent. Juqu'au moment où l'embryon

prend ses caractères spécifiques, il est resté dans des conditions purement générales, comme le disait VON BAER, et la méconnaissance de cette loi a été la cause de nombreuses confusions.

Parmi les notions courantes mal définies qui ont beaucoup contribué à faire adopter les doctrines transformistes, il faut citer celle de l'action transformatrice de l'hérédité, conservant les moindres modifications produites au cours de la vie pour les additionner peu à peu et faire apparaître ainsi des formes nouvelles. Il a été répondu page 557 à cette fausse conception et nous n'y reviendrons pas. Rappelons seulement que l'observation des familles nombreuses a suffisamment montré les différences profondes qui séparent les uns des autres ou de leurs propres parents, aussi bien au point de vue somatique qu'au point de vue psychique, les enfants d'un même couple. Enfin les déboires résultant d'une confiance aveugle dans la transmission fidèle des qualités d'un reproducteur à ses descendants ont fait ressortir l'imprudence qu'il y aurait à accepter sans critique les données de DARWIN sur ce sujet.

D'un autre côté, il est un fait singulier qui a peu attiré l'attention et qui pourtant aurait bien dû éveiller des doutes sur la validité de l'interprétation transformiste de la genèse du monde vivant. C'est que la sériation continue des êtres, en partant de formes très simples pour arriver aux plus compliquées, a pu être fondée sur l'observation du monde actuel, c'est-à-dire sur des formes profondément évoluées si le transformisme est vrai (1). Comment peut-on admettre que dans la phase terminale d'un développement si prolongé se retrouvent encore représentés tous les stades par lesquels il a dû passer ? N'est-ce pas la preuve qu'il se cache sous cette apparence quelque méprise du genre de celle qui persiste à chercher entre diverses espèces actuelles des formes de transitions inadmissibles généalogiquement ?

Sans doute se référant aux idées d'ERLSBERG et de NAEGELI, d'après lesquelles du plasma primordial se forme à toutes les époques, on pourrait répondre que les animaux inférieurs actuels ne sont point les descendants des protistes primaires, mais résultent au contraire d'une évolution récente, tandis que les descendants des plus anciens Invertébrés sont représentés aujourd'hui par les formes les plus évoluées des Vertébrés. Mais ce n'est encore là qu'une hypothèse pour essayer d'expliquer la troublante constatation de l'existence simultanée à l'heure présente, de toutes les phases essentielles de l'évolution, et cette hypothèse complique plus qu'elle ne facilite le problème de la formation des êtres vivants et des rapports qu'ils présentent entre eux, car il res-

(1) Cette reconstitution de l'évolution avec des fragments de l'évolué, a été signalée par H. BERGSON. (*L'Évolution créatrice* 1907, p. 393) à propos de l'évolutionnisme de H. SPENCER.

terait à expliquer comment ces évolutions, séparées par des intervalles de temps considérables et accomplies dans des conditions certainement différentes, donneraient cependant des formes assez rapprochées des actuelles pour laisser l'impression d'une série unique et continue.

En réalité nulle part dans l'histoire de la Terre on ne trouve le monde vivant en voie de formation, dans aucun cas on ne peut assister à la formation d'un seul type formel légitimement déterminé. On voit des modalités secondaires de ces types se multiplier après le premier exemplaire connu. Cette multiplication se fait sans doute sous l'influence des circonstances, mais ces formes ne se différencient jamais jusqu'à constituer un type nouveau. Toute faune, si ancienne qu'elle soit, contient des types divers, de complication très inégale, qui jouent dans l'ensemble des rôles très différents et, pour certains au moins, complémentaires les uns des autres. De même toutes les flores renferment des végétaux de puissance variée, d'humbles plantes comme des grands arbres à longue durée. Les éléments des faunes et des flores anciennes n'étaient pas les mêmes qu'aujourd'hui, ils étaient certainement plus simples et peuvent être considérés théoriquement comme des formes primitives par rapport aux êtres actuels. Mais, envisagés en eux-mêmes, en rapport avec les autres êtres vivants de la même époque et dans les circonstances où ils ont vécu, ils répondent à tout autre chose qu'à la simple idée théorique de prédécesseurs nécessaires des formes récentes, et rien ne prouve qu'ils leur aient donné naissance.

On a interprété dans le sens d'une formation graduelle la gradation que l'on peut toujours établir entre les formes multiples d'organes remplissant des fonctions analogues, et l'on en a fait une doctrine qui, à peine édifiée, a commencé à crouler dès que des paléontologistes comme Zittel ont montré les différences profondes existant entre les données de l'observation paléontologique et ce que l'on aurait dû rencontrer si le transformisme avait été la loi de la formation des êtres.

Depuis ce moment les critiques du transformisme se sont multipliées au point qu'il serait impossible même de les énumérer simplement ici. Nous nous contenterons pour en donner une idée de renvoyer aux brefs résumés de Diamare (1912) et de Carazzi (1920).

Toutes ces critiques ont passé par dessus la tête du public cultivé, qui, émerveillé par toutes les « adaptations » inattendues réalisées au cours de la grande guerre, est plus que jamais convaincu de la toute puissance du transformisme. Les gens du métier sont plus sceptiques et surtout plus réservés dans les applications de la théorie. Cependant, sans parler de ceux pour qui le transformisme est presque « tabou », la grande majorité regarde encore cette théorie comme la seule accep-

table « parce que sans elle il est impossible de comprendre l'apparition des formes successives prouvée par la paléontologie, et que seule elle satisfait l'esprit ».

Mais si l'on montre, comme nous avons essayé de le faire, que « l'évolution » ne s'est jamais réalisée comme elle l'aurait dû d'après la théorie, que les preuves embryologiques, anatomiques, systématiques, invoquées en faveur de celle-ci n'ont pas la valeur qu'on leur a attribuée, qu'elles reposent sur des confusions dérivant toutes plus ou moins directement de l'idée anthropomorphique d'une échelle animale, que les transformations postulées sont absolument impossibles dans les conditions et avec le déterminisme qu'on a prétendu, il faudra bien reconnaître que nous ne savons rien sur l'origine de la vie ni sur celle des êtres vivants. Cette constatation sera moins pénible si nous réfléchissons que nous n'en savons pas beaucoup plus sur celle des corps bruts, et cette réflexion fera mieux comprendre encore l'immense illusion qui a présidé à l'édification des théories transformistes.

La science ne possède pas encore la clef des énigmes de l'Univers, quoi qu'on ait pensé HAECKEL. C'est pourquoi, au lieu de se laisser entraîner par l'engoûment général, si mal étayé sur un anthropomorphisme grossier et sur une science insuffisante, il faut s'adonner résolument à une observation de plus en plus pénétrante et aiguë. Il faut édifier une anatomie très exacte, tenant compte de tout et non seulement de ce qui vient à l'appui d'une explication préconçue, mesurant les différences des types d'organisation d'après l'ensemble de l'organisme, la disposition et la constitution des régions, la distribution de la cavité viscérale et la structure histologique, et non d'après quelques caractères *nus* (voy. p. 659). Il faut chercher à comprendre les multiples conditions auxquelles répondent les organes et ne pas s'en laisser imposer par de simples convergences. A ce prix la Morphologie que l'on prétend épuisée, parce qu'elle a été imprudemment détournée de sa voie pour la faire servir à l'illustration d'une conception prématurée, retrouvera une vitalité nouvelle, riche en promesses de fruits savoureux.

BIBLIOGRAPHIE

KOELLIKER (A.) VON. — *Allg. Betrachtungen z. Descendenzlehre*, in Anat. syst. Beschreib. d. Alcyonarien. 1e Abth. Pennatuliden. Abdhandlungen. d. Senckenberg. naturf. Gesell. Bd. VIII, 1872.

GAUDRY (A.). — *Essai de Paléontologie philosophique.* Paris, 1896.

HOUSSAY (F.). — *Forme, puissance et stabilité des Poissons.* Collect. morphol. dynamique. A. Hermann. Paris, 1911.

VIALLETON (L.). — *Éléments de Morphologie des Vertébrés.* IVe partie, chap. III, Paris, 1911.

DIAMARE (V.).— *Osservazioni e induzione nella Scienza della vita.* Studie Senesi, vol. XXIX, 1912.

RUSSELL (E.-S.). — *Form and Function.* London, 1916.

CARAZZI (D.). — *Il dogma dell' evoluzione.* Firenze, F. Le Monnier, 1920.

BOUVIER (E.-L.) et d'EMMEREZ DE CHARMAY.— *Mutations d'une Caridine en Ortmannie*, etc. Compt. rend. Acad. des Scienc. 18 août 1919.

BLARINGHEM (L.).— *Les transformations brusques des êtres vivants.* Biblioth. G. Le Bon, 1919.
— *A propos de l'hérédité des fascies de Capsella Viguieri.* Compt. rend Acad. des Sc., 11 août 1919.

HOUSSAY (F.). — *Force et Cause.* Bibliot. G. Le Bon, Paris, 1920.

BOUVIER (E.-L.). — *Habitudes et métamorphoses des Insectes.* E. Flammarion, Paris, 1922.

CUÉNOT (L.). — *La Genèse des espèces animales*, 2e édit. 1921.

ARIENS KAPPERS (C.-U.). — *Les actions psychiques dans le développement organique.* Acta Zoologica, 1920.

TABLE ALPHABÉTIQUE (1)

(1) Cette table est surtout destinée aux objets particuliers, aux organes ou aux espèces indiqués et figurés dans ce livre. Pour les titres généraux et les divisions principales, se reporter à la table des matières ci-après.

N

O

P

R

TABLE DES MATIÈRES

Paris-Lille. — Imp. A. Taffin-Lefort. 18-2-22.













